

**LYRAFÖRMIGE SPALTSINNESORGANE
UND MUSKELREFLEXE IM SPINNENBEIN**

ERNST-AUGUST SEYFARTH

1977

LYRAFÖRMIGE SPALTSINNESORGANE
UND MUSKELREFLEXE IM SPINNENBEIN

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität
München



vorgelegt von
Ernst-August Seyfarth
aus Höxter/Weser

München, 1976



1. Berichterstatter: Prof.Dr.Dr.h.c. H. Autrum
2. Berichterstatter: Univ.-Doz.Dr. F. Zettler

Tag der mündl. Prüfung: 6. Juni 1977

An dieser Stelle möchte ich mich für alle Anregungen bedanken, die mir bei der Anfertigung dieser Arbeit entgegengebracht wurden. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof.Dr.F.G.Barth, dem Betreuer der Arbeit, für viele Ratschläge und für seine stete Bereitschaft zu Diskussionen. Sehr dankbar verbunden bin ich Herrn Dipl.Ing.J.B.Bohnenberger für seine geduldige Hilfe am Computer, an den elektronischen Meßgeräten und bei vielen kritischen Gesprächen. Herr Prof.Dr.W.Gnatzy half mir am Raster-Elektronenmikroskop und Frau C. Nitsche fertigte den größten Teil der Zeichnungen an. Die Experimente wurden teilweise mit Geräten durchgeführt, die Herrn Prof. Barth von der DFG zur Verfügung gestellt wurden.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG	1
VERSUCHSSTRATEGIE	
A. Spezifische Reizung	4
B. Ausschaltexperimente	5
C. Untersuchte Muskeln u. lyraförmige Organe	7
MATERIAL UND METHODEN	9
ERGEBNISSE	
A. Allgemeines	12
B. Widerstandsreflexe	
Patella/Tibiagelenk	15
Tibia/Metatarsusgelenk	22
C. Tibialer "Schutzreflex"	
Intakte lyraförmige Organe	26
Ausschalt- und Kontrollversuche	30
DISKUSSION	
A. Die Variabilität der Muskelantworten	34
B. Die Ausschaltversuche	
Widerstandsreflexe	35
Schutzreflex	37
C. "Proprioceptoren" als Glieder von Regelkreisen	38
Systeme mit negativer Rückkopplung	41
Systeme mit positiver Rückkopplung	43
APPENDIX	47
ZUSAMMENFASSUNG	51
LITERATURVERZEICHNIS	54

EINLEITUNG

Wenn ein Arthropode steht oder sich fortbewegt, wird sein Exoskelett mechanischen Kräften ausgesetzt, die von außen eingeleitet werden können - z.B. durch die Schwerkraft - oder die im Körper selbst durch die eigene Muskulatur erzeugt werden. Die resultierenden lokalen Verformungen der Cuticula sind nicht bloße Begleiterscheinungen gewisser Verhaltensweisen, sondern sie stellen wichtige Signale für die Tiere dar (Barth, 1976; Laverack, 1976). Dementsprechend haben die Arthropoden spezielle Sinnesorgane zur Perception von Cuticulaverformungen entwickelt. Dies sind in erster Linie bei den Crustaceen die sog. Trichterkanalorgane (Shelton u. Laverack, 1968), bei den Insekten die campaniformen Sensillen (Pringle, 1938; Chapman, 1965; Spinola u. Chapman, 1975) und bei den Arachniden die Spaltsinnesorgane (Gaubert, 1890; Vogel, 1923; Barth u. Stagl, 1976).

Das Receptorsystem der Spaltsinnesorgane ist bei den Spinnen im Vergleich zu den übrigen Arachniden besonders umfassend ausgebildet (Barth u. Stagl, 1976) primär in Gestalt der zusammengesetzten (= lyraförmigen) Spaltsinnesorgane, die sich auf den Extremitäten und besonders zahlreich auf den Laufbeinen befinden (Vogel, 1923; Barth u. Libera, 1970). Die topographischen

Eigenschaften vieler lyraförmiger Organe, vor allem ihre unmittelbare räumliche Beziehung zu den Beingelenken und ihre nahezu symmetrische Verteilung auf Beinvorder- und Hinterseite, deuten auf eine Funktion hin, die oft pauschal mit "proprioceptiv" umschrieben wurde (Vogel, 1923; Pringle, 1955, 1961; Edgar, 1963; Finlayson, 1968), ohne daß dieser Name durch gezielte verhaltensphysiologische Experimente mit Inhalt gefüllt worden wäre.

Aus detaillierten Befunden zur Topographie (Barth u. Libera, 1970), zur Reiztransformation (Barth 1972 a, b) und bei Berücksichtigung der extrem hohen Empfindlichkeit dieser Rezeptoren (Walcott u. Van der Kloot, 1959; Liesenfeld, 1961; Barth, 1967) ergeben sich deutliche Hinweise auf eine vielseitige Rolle von lyraförmigen Organen in verschiedenen verhaltensphysiologischen Funktionszusammenhängen. Direkt bestätigt hat sich dies in bisher 2 Fällen:

Das große lyraförmige Organ des Metatarsus, ein empfindlicher Vibrationsreceptor, ist bei der Lycoside Cupiennius salei an der Lokalisation von vibratorischen Beutereizen beteiligt. Schaltet man diese Organe auf allen Beinen einer Körperseite aus, so springen die Tiere beim Beutefang nach Reizung unter den operierten Beinen geringfügig, aber statistisch signifikant über die Vibrationsquelle hinaus. Dieser Effekt verstärkt sich durch zusätzliche Ausschaltung von großen Einzelspalten unter den Tarsalklauen (Hener, 1976).

Die gelenknahen lyraförmigen Organe auf Tibia und Femur spielen eine entscheidene Rolle bei der kinästhetischen Orientierung von Cupiennius: Die Ausschaltung mehrerer Organe führt bei der kinästhetischen Rückkehr zu einer Beutefliege zu einer "fehlerhaften" Einstellung von Richtung und Länge der einzelnen Rückwegabschnitte, so daß die Tiere ihr Ziel verfehlen. Hierbei konnte eine Beeinträchtigung der normalen Laufoordination mit bloßem Auge nicht festgestellt werden (Barth u. Seyfarth, 1971; Seyfarth u. Barth, 1972).

Im Vergleich zu den oben genannten Arbeiten, bei denen die Rolle von mehreren Spaltsinnesorganen in komplexen Funktionszusammenhängen untersucht wurde, gehen die vorliegenden Experimente der Frage nach, welche Konsequenzen die spezifische Reizung von ganz bestimmten lyraförmigen Organen des Spinnenbeines auf einzelne Effektoren, d.h. Beinmuskeln hat. Die Ergebnisse ermöglichen einen ersten Einblick in das Wirkungsgefüge verschiedener Beinmuskelreflexe.

VERSUCHSSTRATEGIE

A. Spezifische Reizung

Am Anfang der vorliegenden Experimente steht die Beantwortung der Frage, ob und wie Beinmuskelreflexe durch spezifische (und möglichst natürliche) Reizung von lyraförmigen Organen bei einer Spinne auslösbar und zu registrieren sind.

Wie aus Modelluntersuchungen und Ergebnissen elektrophysiologischer Experimente hervorgeht, ist der entscheidende mechanische Parameter zur reizwirksamen Verformung von Spaltsinnesorganen die Kompression der Spalte senkrecht zu ihrer Längsachse (Barth, 1972 a,b; Barth u. Pickelmann, 1975). Die Spalte gelenknäher lyraförmiger Organe, wie z.B. die am Tibia/Metatarsusgelenk (Abb. 1) sind so orientiert, daß sie bei adäquater Reizung senkrecht von Druckspannungslinien getroffen werden, wie spannungsoptische Untersuchungen zeigen (Barth u. Pickelmann, 1975). Eine reizwirksame Verformung der Spalte dieser Organe (VS 4; HS 8 u. 9 in Abb. 1) kann durch laterale Bewegung des Metatarsus gegen die Tibia erzielt werden (Barth, 1972 b, 1973; eigene Beobachtungen s. Abb. 12).

Ausgehend von diesen Befunden werden in der vorliegenden Arbeit zur Auslösung von Muskelreflexen

verschiedene Beinsegmente passiv gegeneinander bewegt. Die hierbei auftretende Kompression der Spalte kann bei geeigneter Beleuchtung und Vergrößerung (150 x) und starker Reizung direkt unter dem Binokular beobachtet werden.

Die Registrierung von Reflexantworten erfolgt anhand von extracellulären Muskelableitungen mit chronisch implantierten Drahtelektroden an fixierten, aber sonst intakten Spinnen. Die technisch aufwendigere Ableitung von einzelnen Motoraxonen ist in diesem Fall wenig sinnvoll, weil dazu der Beinzyylinder aufpräpariert werden muß, was einen erheblichen Hämolymphverlust zur Folge hätte. Begleitet hiervon ist eine drastische und unerwünschte Änderung der mechanischen Stabilität und damit der Reiztransformation im Beinskelett. Zudem lassen sich mit der hier entwickelten chronischen Ableitmethode auch an frei beweglichen Tieren Versuche durchführen, die für die Zukunft geplant sind.

B. Ausschaltexperimente

Die tatsächliche Beteiligung von lyraförmigen Organen bei den vorgefundenen Reflexen wird durch die gezielte Ausschaltung der Sensillen überprüft. Aufgrund ihrer Größe und unter Berücksichtigung ihrer Feinstruktur (Barth, 1971) können zusammengesetzte Spaltsinnesorgane relativ leicht

durch vorsichtiges Abhobeln und Zerstechen ihrer Cuticulastrukturen zerstört werden. Nach der Operation bildet sich sofort ein Kallus, der die Wunde dauerhaft verschließt (Seyfarth u. Barth, 1972).

Als Ergebnis der Receptorausschaltung sind im Prinzip folgende Konsequenzen zu erwarten (Bullock, 1961; Cohen, 1965; DeLong, 1971):

1. Der Reflex fällt völlig aus.

Dieses Ergebnis spricht dafür, daß dieses Sinnesorgan den Reflex direkt auslöst. Geeignete Kontrollen verifizieren einen derartigen Befund.

2. Die zeitliche Beziehung zwischen Reiz und Muskelaktivität ist verändert.

Dieser Befund bedeutet, daß die Afferenzen der lyraförmigen Organe den Zeitpunkt der maximalen Reaktionsstärke oder den Einsatz bzw. das Ende der Muskelaktivität bestimmen.

3. Nur die Reflexstärke ist verändert.

In diesem Fall käme den Receptoren ein "tonischer" Einfluß auf das Erregungsniveau am Reflex beteiligter nervöser Strukturen zu (ZNS, Motorneurone).

4. Die Muskelreaktion ist sowohl in ihrer Stärke als auch in ihren zeitlichen Parametern verändert.

Entsprechend diesen 4 Möglichkeiten wurde zum einen die Stärke der einzelnen Muskelantworten (Anzahl der Muskelpotentiale) und zum anderen ihre zeitliche Beziehung zur Reizbewegung (Lage des Aktivitätsmaximums) bestimmt (s. Abb. 4).

C. U n t e r s u c h t e M u s k e l n u.

l y r a f ö r m i g e O r g a n e

Die vorliegenden Ergebnisse wurden in erster Linie an Muskeln der Patella und weiter distal gelegener Beinsegmente von Cupiennius gewonnen. Diese Beinglieder sind einfach auszulenken und die dortige Anordnung der Muskeln ist im Vergleich zu den Verhältnissen im proximalen Bein sehr übersichtlich (Abb. 1).

Das Verhalten von Antagonisten wurde an dem Muskel-paar Promotor/Remotor tibiae untersucht. Diese Muskeln verlaufen auf Vorder- bzw. Hinterseite der dorsalen Patella und inserieren an den proximalen Rändern der Tibia, die sie vor- und zurückbewegen. Der maximale Auslenkwinkel beträgt ca. 30° nach jeder Seite. Auf der Patellahinterseite liegen 2 lyraförmige, auf der Vorderseite 1 lyraförmiges Organ (HS 6 u. 7 sowie VS 3 in Abb. 1), die bei passiver Auslenkung der Tibia in ihrer Hauptbewegungsebene komprimiert und somit gereizt werden.

Besonders einfach ist die Muskelanordnung am Tibia/Metatarsusgelenk, da hier nur Flexoren ansetzen; die Streckung des Metatarsus erfolgt auf hydraulischem Wege (Ellis, 1944; Parry u. Brown, 1959). Der jeweils paarige Flexor metatarsi bilobatus und Fl. met. longus verlaufen durch die Tibia zur proximalen Ventralseite des Metatarsus. Auf der Hinterseite der distalen Tibia befinden sich 2 gelenknahe lyraförmige Organe (HS 8 u. 9), auf der Vorderseite

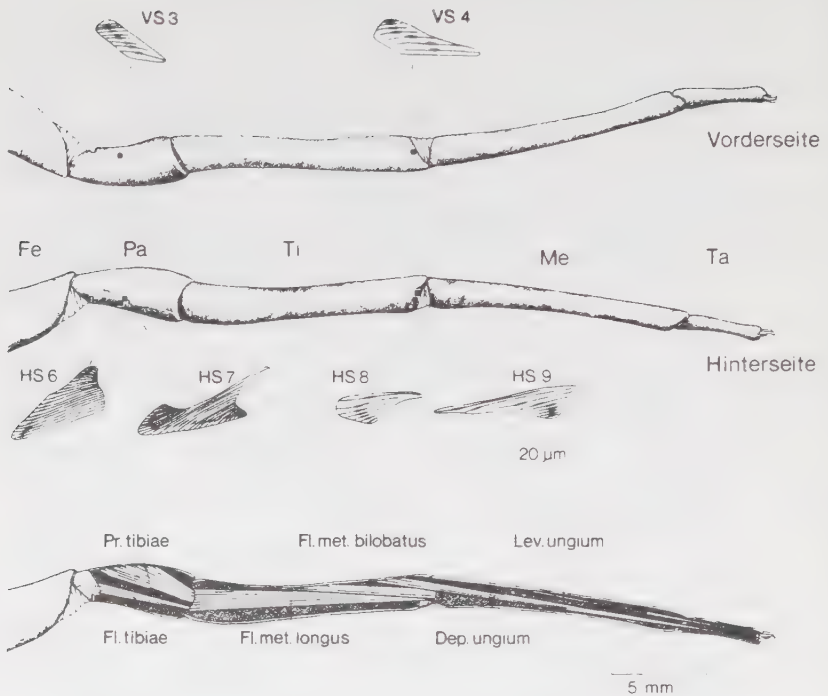


Abb. 1: Anordnung der lyraförmigen Organe und Muskeln der distalen Laufbeinabschnitte der Spinne *Cupiennius salei* Keys., die in vorliegender Arbeit untersucht werden. ■ kennzeichnen die genaue Lage auf Vorderseite (VS) und Hinterseite (HS) des Beines; Numerierung der Organe entspr. Barth u. Libera (1972). Fe = Femur; Pa = Patella; Ti = Tibia; Me = Metatarsus; Ta = Tarsus. Muskeln schematisch und nur für VS eingezeichnet. Parallel zum Promotor tibiae (Pr.) verläuft auf der HS der Remotor. Flexor (Fl.) metatarsi bilobatus und -longus sind jeweils paarig angelegt. Levator (Lev.) und Depressor (Dep.) ungium bewegen die Tarsalkrallen antagonistisch, wirken jedoch auf den Tarsus beide als Flexoren. Nomenklatur der Muskeln in Anlehnung an Brown (1939) und Dillon (1952).

eines (VS 4). Diese Organe werden bei Hebung des Metatarsus gegen die Tibia gereizt, also bei Bewegungen in der Hauptebene des Gelenkes. Sie können ferner selektiv durch laterale Auslenkung des Metatarsus, also e n t g e g e n der bevorzugten Hauptbewegungsebene komprimiert werden (Barth, 1972b; 1973). Diese letztgenannte Art der Reizgebung ist besonders wirksam, weil die Verformungskräfte direkt, ohne Dämpfung durch Gelenkmembranen und praktisch ohne Totstrecken auf die Spalte einwirken. In den eigenen Versuchen wurden an diesem Gelenk Bewegungsreize in beiden Ebenen angewandt.

MATERIAL UND METHODEN

V e r s u c h s t i e r. Cupiennius salei Keys., Araneae, Lycosidae, eine zentralamerikanische Jagdspinne, die in unserem Labor gezüchtet wird. Es wurden nur adulte Weibchen verwendet. Eine Vorstellung von der Größe solcher Tiere vermittelt die diagonale Beinspannweite von ca. 12 cm und der Laufbeindurchmesser, z.B. an der proximalen Tibia von ca. 2 mm (s. auch Abb. 1). Die Versuche wurden am 1. oder 2. Beinpaar vorgenommen.

B e w e g u n g s r e i z e. Die Beinabschnitte wurden sinusförmig ausgelenkt. Hierfür standen 2 Apparaturen zur Verfügung: a) Zur Reizung mit großen Bewegungsamplituden ein Elektromotor, dessen rotatorische Bewegung über eine Exzentrerscheibe auf einen Bowdenzug übertragen wurde. Der Bowdenzug wurde mit einem Faden-Federsystem

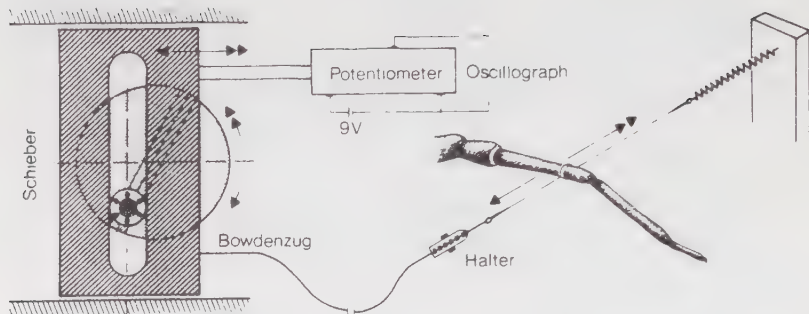


Abb. 2: Apparatur zur A u s l e n k u n g von Bein-
gliedern mit großen Bewegungsamplituden. Hier wird die
Tibia vor der fixierten Patella in ihrer bevorzugten Be-
wegungsebene vor- u. zurückbewegt, um Widerstandsreflexe
in den Muskelantagonisten Promotor/Remotor tibiae aus-
zulösen. Die Bewegung wird über ein Schiebepotenti-
ometer registriert.

verbunden, in welches das Bein eingespannt war (Abb. 2).
b) Zur Reizung mit kleinen Amplituden (± 2 mm) und sehr
exakt einstellbaren Frequenzen wurde ein PDI-geregeltes
System verwendet, das aus einem elektromagnetischen Vi-
brator (Ling 106), einem Leistungsverstärker (Renz Elek-
tronik) und einem induktiven Wegaufnehmer (TWK Elektronik)
bestand. Das System wurde vom offset-fixierten Ausgang
eines Funktionsgenerators (Dana 7071) aus angesteuert,
der gleichzeitig bei Beginn jeder Reizperiode ein Trigger-
signal lieferte. Dem auszulenkenden Spinnenbein-
glied wurde eine Insektennadel angeheftet und diese über eine
Drahtlampe mit dem Vibrator verbunden.

E l e k t r o p h y s i o l o g i e. Die Reflexantworten wurden durch extracelluläre Ableitung der Muskel-potentiale registriert (Myogramm). Die Versuchstiere wurden durch kurzes Überleiten von CO_2 betäubt und sofort mit Tesakreppstreifen und Wachskolophonium auf einem Versuchstischchen fixiert. Das Tischchen selbst konnte mit einem Kugelgelenk so gekippt werden, daß die auszu- lenkenden Beinabschnitte sowie zu untersuchende Lyraför- mige Organe gut zugänglich waren.

Die Apparatur war so ausgestattet, daß Signale von 4 verschiedenen Muskeln gleichzeitig registriert werden konnten. Die Ableitungen erfolgten jeweils bipolar mit einem Paar lackisolierter Stahlelektroden ($\emptyset$ 30 oder 50 μm) pro Muskel. Die ca. 40 cm langen Drahtstücke wurden an den Enden 1/2 mm abisoliert, um dieses Stück rechtwinklig abgebogen und unter dem Binokular bis zum Knick durch vorgestochene Cuticulalöcher in die jewei- ligen Muskeln eingeführt. Die Drähte wurden an der Ein- stichstelle und proximal verlaufend an jedem Beinglied mit einem Tropfen Wachskolophonium befestigt, über dem Prosoma der Spinne zusammengefaßt und über Klemmver- bindungen an die Vorverstärker angeschlossen.

Durch vorsichtiges Vorgehen insbesondere beim Vorste- chen der Cuticulalöcher mit einer elektrolytisch zuge- spitzten Wolframnadel konnte ein Verlust von Hämolymphe beim Elektrodenimplantieren vermieden werden. Die Tiere wurden bei dem Eingriff offensichtlich so wenig verletzt, daß bei ausreichender Versorgung mit Trinkwasser über mehrere Tage hinweg Muskelpotentiale abgeleitet werden konnten.

Nach Versuchsende wurden die untersuchten Muskeln über die Ableitelektroden elektrisch gereizt (Grass SD 9 Stimu- lator), um durch Beobachtung der entsprechenden Beinbe- wegung zu bestätigen, daß von den "richtigen" Muskeln ab- geleitet worden war.

Die Muskelaktivitäten wurden differentiell verstärkt (AC-Verstärker Isleworth A 101).¹ Um die zeitliche Abfolge von Receptor- und Muskelaktivitäten aufzuzeichnen, wurden in einigen Versuchen zusammen mit den Muskelpotentialen auch spike-Potentiale von lyraförmigen Organen registriert. Diese Ableitungen erfolgten mit zugespitzter Wolframelektrode im Prinzip so wie von Barth (1967; 1972b) beschrieben.

Die Muskelaktivitäten sowie die Receptorantworten wurden zusammen mit dem Reizverlauf und Triggersignalen zur weiteren Analyse auf einem Magnetband (Philips Analog 7) gespeichert. Die Datenreduktion erfolgte mit Hilfe eines Laborrechners (Nicolet MED 80), wobei zur Aufnahme der Meßwerte und zur Darstellung von Histogrammen (s. Abb. 4) die Standardsoftware des Computers verwendet wurde. Um Mittelwerte und Streuungen zu berechnen, wurden Hilfsprogramme in BASIC erstellt. Beim gegenwärtigen Stand der Untersuchungstechnik wurde davon abgesehen, die Daten mit mathematisch relativ komplizierten Verfahren, wie z.B. Kreuzkorrelationen, zu analysieren.

ERGEBNISSE

A. A l l g e m e i n e s

Da bisher keine vergleichbaren Ableitungen von Spinnenmuskeln vorgelegen haben, ist eine kurze allgemeine Erläuterung der Ergebnisse gerechtfertigt, bevor die Reflexe und die Befunde der Ausschaltversuche im Einzelnen dargestellt werden:

1 Spezielle Probleme der Muskelableitung werden in einem Appendix zu dieser Arbeit näher behandelt.

Bei Berücksichtigung von Experimenten, die mit ähnlichen Techniken, aber anderer Zielsetzung an Schaben durchgeführt wurden (Pringle, 1940; Wilson, 1965; Delcomyn, 1971) sind im Spinnenbein bei passiver Auslenkung einzelner Beinglieder folgende Reaktionen der Motorik zu erwarten:

1. Es werden Muskeln aktiviert, die aufgrund ihrer Anordnung und Funktion in der Lage sind, der aufgezwungenen Bewegung entgegenzuwirken. Wie bei anderen Arthropoden ist diese Möglichkeit auch im Spinnenbein in Form von *Widerstandsreflexen* ("resistance reflexes") realisiert, bei denen reflektorisch der passiv gedehnte Muskel aktiviert wird (Regelung im Sinne von *negative Rückkopplung*). Widerstandsreflexe werden also in den Muskeln ausgelöst, die am passiv bewegten Gelenk selbst tätig sind.

2. Im Gegensatz hierzu steht die reflektorische Aktivierung von Muskeln, die *nicht* am passiv bewegten Beinsegment selbst ansetzen, sondern an anderen, z.B. weiter proximal gelegenen Gliedern desselben Beines. Diese Möglichkeit tritt im Spinnenbein in Form des tibialen *Schutzreflexes* auf: Bei lateraler Bewegung des Metatarsus gegen die Tibia (also entgegen der bevorzugten Bewegungsebene dieses Gelenkes, s. S. 9) werden Patellarmuskeln aktiviert, die in ihrer Eigenschaft als Promotor bzw. Remotor (Abb. 1) das Bein vom Ort der einwirkenden Kraft wegbewegen und so vor möglichen Überlastungen schützen. In diesem Fall erfolgt durch den

Muskelreflex eine Kompensation von Belastungen auf dem Wege einer p o s i t i v e n Rückkopplung.

3. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, daß durch Bewegungsreize in einem Bein Muskelreflexe in anderen Beinen ausgelöst werden. In k e i n e m von über 30 hierzu vorgenommenen Versuchen wurden bei Cupiennius derartige intrasegmentale Reflexe in kontralateralen Beinen oder i n t e r segmentale Muskelreflexe in ipsi- bzw. kontralateralen Beinen beobachtet. Dieser Befund steht im Gegensatz zu Ergebnissen vergleichbarer Versuche an Schaben (Pringle, 1940; Wilson, 1965; Delcomyn, 1971).

Weiterhin ergeben sich bei Betrachtung aller vorliegenden Versuche (mehr als 50 Präparationen) erhebliche Schwankungen in der Reflexstärke (gemessen als Anzahl Muskelpotentiale pro Reizperiode) für die verschiedenen Präparationen. Hierfür kann die unterschiedliche Reaktionsbereitschaft der Tiere verantwortlich gemacht werden. Aber auch die zwangsläufige Erfassung von immer anderen motorischen Einheiten bei extracellulären Ableitungen von verschiedenen Beinen führt zu beträchtlichen Unterschieden. Dies verhindert einen direkten quantitativen Vergleich der Reflexstärke bei verschiedenen Präparationen. Sämtliche Versuchsschritte, d.h. Messungen vor und nach Operation von Rezeptoren und die Kontrollen wurden deshalb sukzessiv an derselben Präparation durchgeführt und sind hier auch entsprechend dargestellt.

Weiterhin sind die Reaktionen einer Präparation auf wiederholte Reizung (bei sonst konstanten Bedingungen) variabel (Abb. 4). Derartige Variabilitäten, die wiederholt auch an Insekten (Wilson, 1965; Delcomyn, 1971) und Crustaceen (Barnes et al., 1972) beobachtet wurden, können Ausschalteffekte maskieren bzw. vortäuschen. Zur Beurteilung der Ausschaltversuche ist es deshalb entscheidend, auf Abweichungen zu achten, die über das normale Maß der Variabilität bei intakten Tieren hinausgehen. Dabei müssen sowohl Änderungen der Reaktion im Hinblick auf die zeitliche Beziehung zum Reiz als auch Schwankungen der Reflexstärke berücksichtigt werden.

Um die eingangs erwähnte individuelle Variabilität quantitativ zu erfassen, wurden Versuchsserien durchgeführt, bei denen eine konstante Anzahl von Reizen in bestimmten Zeitabständen wiederholt appliziert wurden. Die Ergebnisse für diese sukzessiven Durchgänge wurden mit Hilfe des Laborrechners gemittelt. Der dazu errechnete mittlere Fehler der Mittelwerte ($s/\sqrt{n}$) ergibt ein Maß für die Variabilität der Einzelreaktionen. Im Einzelnen ist dieses Verfahren in Abb. 4 dargestellt.

B. W i d e r s t a n d s r e f l e x e

Patella/Tibiagelenk (20 Versuche):

Lenkt man die Tibia (bei festgelegter Patella) in ihrer bevorzugten Bewegungsebene nach vorn und hinten aus (Abb. 2), so wird der jeweils gedehnte Muskel aktiviert,

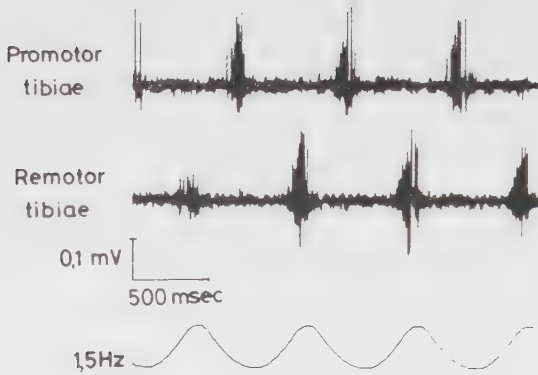


Abb. 3: Originalregistrierung des W i d e r-
s t a n d s r e f l e x e s am Patella/Ti-
biagelenk. Die Reizbewegung erfolgt aus der
Ruhelage um jeweils 30° nach vorne und hin-
ten. Unten Reizverlauf: Aufwärtsbewegung des
Reizstrahles = passive Promotion; Abwärtsbe-
wegung = passive Remotion.

d.h. bei passiver Promotion antwortet der Remotor tibiae, bei passiver Remotion entsprechend der Promotor tibiae (zur Muskelanatomie s. Abb. 1). Abb. 3 zeigt beispielhaft eine Originalregistrierung dieses Reflexes bei einem periodischen Bewegungsreiz von 1,5 Hz und nahezu maximalem Auslenkwinkel ($\pm 30^{\circ}$) der Tibia aus ihrer Ruhelage. Die Reflexantworten äußern sich in kurzen Bursts von Muskelpotentialen, die kurz vor Erreichen der Umkehrpunkte der Reizbewegungen auftreten. Derartige Burstantworten

mit großen (>0.1 mV) und schnell verlaufenden Muskelpotentialen lassen sich nur bei relativ hohen Reizfrequenzen (1 - 5 Hz) und bei Bewegungsamplituden auslösen, die dem vollen Aktionsradius dieses Gelenkes entsprechen. Niedrigere Reizfrequenzen und -amplituden werden mit niedrigeren und langsamer verlaufenden ("slow") Potentialen beantwortet.

Dieser Widerstandsreflex kann - wie alle weiteren, unten beschriebenen Muskelantworten - nur bei dynamischen Reizen ausgelöst werden. Bei statischer Auslenkung der Tibia, also einer Dauerdehnung des Muskels, erfolgt keine anhaltende Gegenkontraktion.

Bei Auslenkung der Tibia nach hinten werden die Organe HS 6 u. 7, bei Bewegung nach vorn das Organ VS 3 gereizt (Abb. 1). Bei maximaler Auslenkung der Tibia in beiden Richtungen (ca. $\pm 30^\circ$ aus der Ruhelage) werden die Verformungskräfte in der Cuticula so groß, daß die Kompression der längeren Organspalte sogar unter dem Binokular erkennbar ist. In den nun zu erläuternden Ausschaltexperimenten wurde die Amplitude für die Auslenkung der Tibia so eingestellt, daß eine reizwirksame Verformung der lyraförmigen Organe gewährleistet war.

Abb. 5 und 6 zeigen das Ergebnis von Ausschaltversuchen für 2 verschiedene Präparationen. Wie in allen folgenden Fällen erfolgt die Darstellung in Form von Post-Stimulus-Time-Histogrammen (PSTH) der Mittelwerte aus je 10 Versuchsdurchgängen (Verfahren s. Abb. 4).

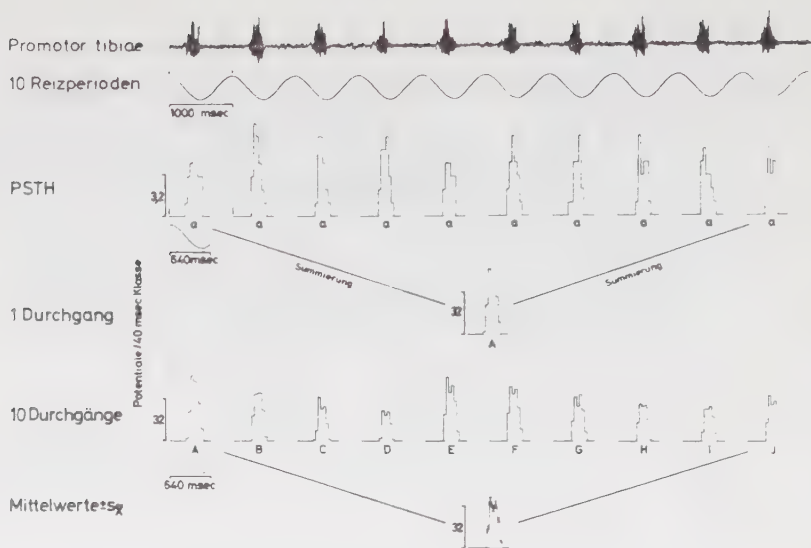


Abb. 4: Zusammenfassende Darstellung des Auswertungsverfahrens für Serienversuche. Beispiel: Widerstandsreflex im Promotor tibiae, der bei passiver Remotion der Tibia (Reizstrahl n. unten) ausgelöst wird. Für 1 Versuchsdurchgang wird mit 10 kontinuierlichen Bewegungsperioden gereizt (hier 1Hz). Mit Hilfe des Computers wird ab Triggerzeitpunkt (Pfeil) für jeden Muskelpotentialburst ein Post-Stimulus-Time-Histogram (PSTH) erstellt (Dwell-Zeit = 0.1 msec.). Die Klassenbreite (40 msec.) ist so groß gewählt, daß sich ein Aktivitätsmaximum auf mögl. nur 1 Klasse festlegen läßt. Die Verteilungen der 10 Bursts (a) werden zum PSTH für 1 Durchgang (A) aufsummiert. Aus 10 Durchgängen (A - J), die im Versuch durch 5 min. Pausen getrennt sind, wird ein Histogramm aus den Mittelwerten der einzelnen Klasseneinhalte erstellt; zu jedem Mittelwert wird der mittl. Fehler ($s/\sqrt{n} = s_{\bar{x}}$) berechnet. Ein zusätzlicher Auswertschritt bestimmt für jeden Durchgang Lage u. Höhe seines Aktivitätsmaximums (in msec. ab Trigger bzw. als Potentialanzahl). Der Mittelwert aus den 10 Zeitmessungen wird in allen folgenden Abb. als $\bar{t} \pm s_{\bar{x}}$ angegeben, die mittl. Höhe der 10 Aktivitätsmaxima als $\bar{A} \pm s_{\bar{x}}$.

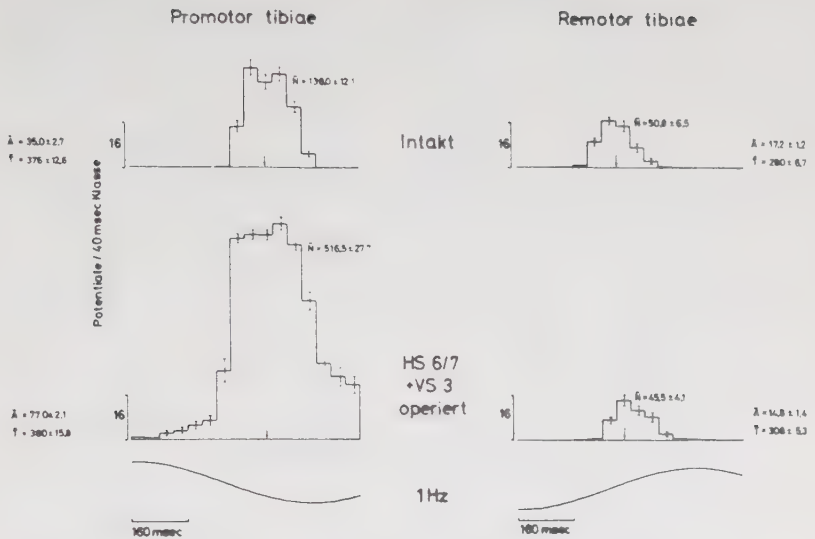


Abb. 5: Widerstandsreflex am Patella/Tibiagelenk. PSTH für die Mittelwerte aus 10 Versuchsdurchgängen entspr. Abb. 4. Oben: Reaktion der beiden Muskeln bei intakten Rezeptoren. Unten: Nach Ausschalten aller 3 lyraförmigen Organe an diesem Gelenk. Nach der Operation ändert sich die Reflexstärke beider Muskeln (mittl. Potentialanzahl $\bar{N}$), während die mittl. Lage der Aktivitätsmaxima ($\bar{T}$ bzw. Pfeile) nahezu konstant bleibt. Reizstrahl: Nach unten = passive Remotion; nach oben = pass. Promotion; Wendepunkt = Ruhelage der Tibia. Vgl. mit Abb. 6.

Der Reflex ist auch nach Zerstörung aller lyraförmigen Organe an diesem Gelenk (VS 3 u. HS 6/7) auslösbar; der Reflexbogen ist durch die Operation also nicht unterbrochen. Es ergeben sich allerdings Änderungen in der Reflexstärke (gemittelte Anzahl der Muskelpotentiale $\bar{N}$):

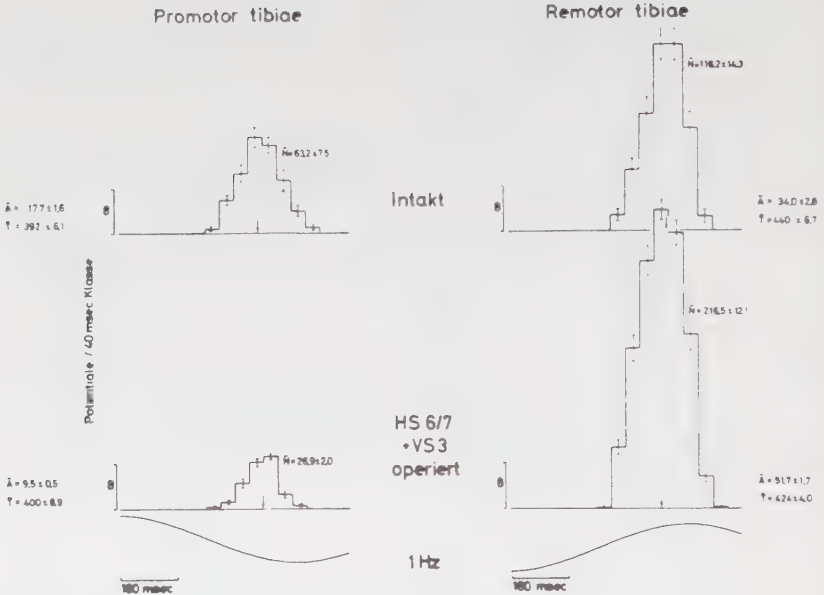


Abb. 6: Widerstandsreflex am Patella/Tibiagelenk wie bei Abb. 5; zum Vergleich ein anderes Tier. Die Änderung der Reflexstärke ($\bar{N}$) nach Receptor-ausschaltung erfolgt hier für den einzelnen Muskel umgekehrt als in Abb. 5; die mittl. Lage der Aktivitätsmaxima ($\bar{T}$) bleibt wieder nahezu konstant.

Bei der Abb. 5 zugrunde liegenden Präparation ist $\bar{N}$ im Falle des Promotor tibiae nahezu verdreifacht, während es im Remotor leicht abnimmt. Im gleichen Versuch an einem anderen Bein (Abb. 6) verhalten sich die Muskeln genau umgekehrt: Postoperative Abnahme der Promotoraktivität und sehr starke Zunahme im Remotor. Berücksichtigt

man alle 20 Ausschaltversuche an diesem Gelenk, so ergibt sich keine g e s e t z m ä ß i g e Zu- oder Abnahme der Reflexstärke nach der Zerstörung von lyraförmigen Organen.

Noch deutlicher wird das Ausbleiben eines signifikanten Operationseffektes bei diesem Widerstandsreflex, wenn man die zeitliche Beziehung der mittleren Lage der Aktivitätsmaxima zum Reiz ($\bar{T}$) betrachtet. Ein Vergleich der in Abb. 5 u. 6 eingetragenen $\bar{T}$ -Werte vor und nach der Operation zeigt, daß sie um weniger als die zugehörigen Streuungsbeträge ($s/\sqrt{n}$) divergieren bzw. in derselben Histogrammklasse liegen. Eine Reduzierung der vorliegenden Klassenbreite von 40 msec. würde keine präzisere Aussage erlauben, sondern nur zu einem noch breiteren Plateau im PSTH führen und so die Bestimmung von Aktivitätsmaxima erschweren.

Eine einseitige Zerstörung von lyraförmigen Organen sowie die Entfernung von gelenküberstehenden Borsten (keine Abb.) führt hier zu prinzipiell gleichen Ergebnissen: Regellose Änderung der Reflexstärke ($\bar{N}$) und kleine, aber nicht signifikante Verschiebungen in der Lage des Aktivitätsmaximums ($\bar{T}$). Es muß somit entgegen den Erwartungen davon ausgegangen werden, daß die lyraförmigen Organe und die Gelenkborsten in diesem Reflexbogen keine entscheidende Rolle spielen.

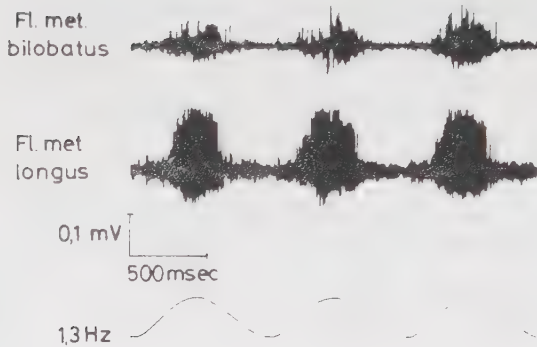


Abb. 7: W i d e r s t a n d s r e f l e x
am Tibia/Metatarsusgelenk. Die beiden Fle-
xoren antworten synergistisch auf passive
Anhebung des Metatarsus (= Reizstrahl nach
oben); Reizstrahl ganz unten = gestreckte
Position des Metatarsus.

Tibia/Metatarsusgelenk (18 Versuche):

Auch an diesem weiter distal gelegenen Gelenk lassen sich Widerstandsreflexe auslösen. Allerdings verläuft hier die Hauptbewegungsebene dorso-ventral und nur die Flexion des Metatarsus erfolgt muskulär, während die Streckung hydraulisch geschieht. Bei passiver Hebung des Metatarsus um ca. 10^0 aus der gestreckten Position erfolgt die Aktivierung der hierbei gedehnten Synergisten Flexor metatarsi bilobatus und Fl. met. longus. Abb. 7 zeigt diesen Reflex als Originalregistrierung. Im Vergleich zu dem oben beschriebenen Widerstandsreflex

der Antagonisten Promotor/Remotor tibiae erfolgt die Antwort der Synergisten in der Regel mit länger andauernden Bursts von Muskelpotentialen. Dementsprechend lassen sich im PSTH die Aktivitätsmaxima nicht immer eindeutig auf nur eine Histogrammklasse festlegen.

Bei maximaler Hebung des Metatarsus (bis zu ca. 15° aus horizontaler Lage) kann die Kompression der gelenknahen lyraförmigen Organe auf der Tibia unter dem Binokular nicht mit letzter Sicherheit erkannt werden. Nach den vorliegenden Erkenntnissen zur Empfindlichkeit und reizwirksamen Verformung der Organe (Barth u. Pickelmann, 1975) ist jedoch anzunehmen, daß zumindest einzelne Spalte bei der hier vorgenommenen Hebung des Metatarsus gereizt werden. Gleichzeitig werden hierbei Borsten ausgelenkt, die dorsal und dorso-lateral von der Tibia über das Gelenk auf den Metatarsus ragen (Abb. 8).

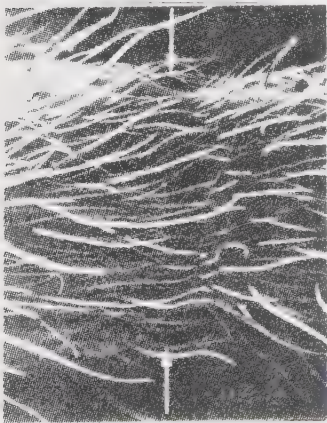


Abb. 8: Borsten am Tibia/Metatarsusgelenk eines Laufbeines von Cupiennius salei; Dorsalansicht des völlig ausgestreckten Beinabschnittes. Die Borsten, die von der Tibia (links) über den Gelenkspalt (Pfeile) ragen, werden bei Hebung des Metatarsus (rechts) ausgelenkt. REM-Aufnahme; Vergr. x60.

Zur genauen Anordnung der hier nicht sichtbaren lyraförmigen Organe an diesem Gelenk s. Abb. 1.

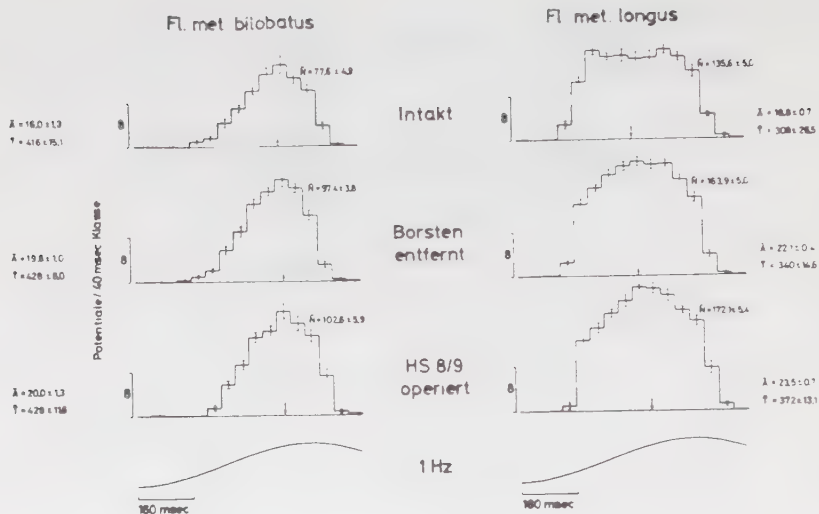


Abb. 9: Ausschaltversuche beim W i d e r s t a n d s r e f l e x am Tibia/Metatarsusgelenk. PSTH der Mittelwerte aus 10 Versuchsdurchgängen. Weder die Entfernung von gelenküberstehenden Borsten (Mitte) noch die Zerstörung von 2 lyraförmigen Organen auf der Tibiahinterseite (unten) führt zu signifikanten Änderungen der Reflexstärke ($\bar{N} \pm \text{mittl. Fehler}$). Auch die mittl. Lage der Aktivitätsmaxima ($\bar{T}$ bzw. Pfeile) bleibt durch die Receptoroperationen nahezu unbeeinflusst. Reizstrahl nach oben = passive Hebung des Metatarsus aus der gestreckten Position.

Die Operationsversuche zum Widerstandsreflex an diesem Gelenk (Abb. 9 u. 10) zeigen das gleiche Ergebnis wie vorher am Patella/Tibiagelenk: Das Ausschalten von lyraförmigen Organen als auch von Gelenkborsten unterbricht den Reflexbogen nicht. Die postoperativen

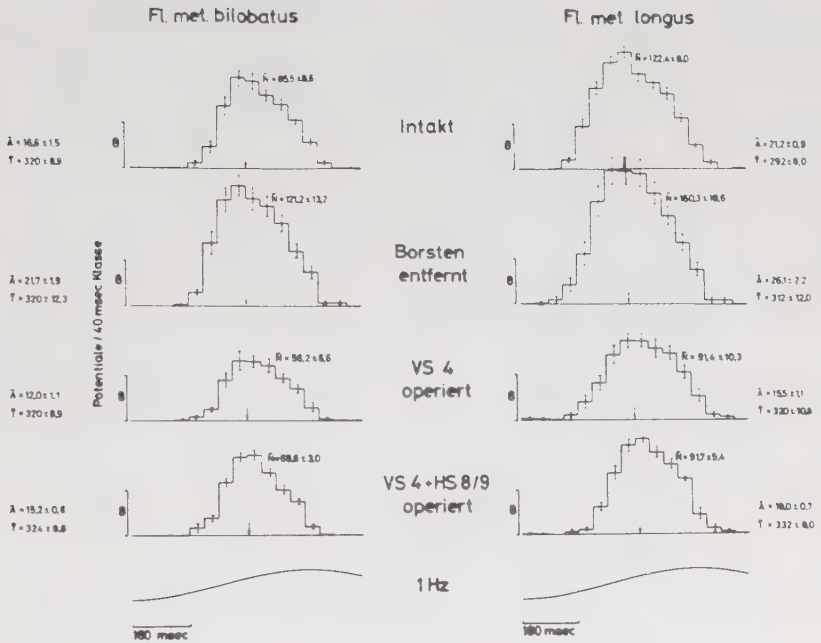


Abb. 10: Widerstandsreflex am Tibia/Metatarsusgelenk wie in Abb. 9; zum Vergleich ein anderes Tier und Ausschaltung von Organ VS 4 bzw. aller lyraförmigen Organe an diesem Gelenk. Auch diese Eingriffe verändern den Reflex in seiner Stärke und in der Lage seines Aktivitätsmaximums nur unwesentlich.

Änderungen der Reflexstärke ($\bar{R}$) sind keiner erkennbaren Regel unterworfen, und die Verschiebungen der zeitlichen Beziehungen zwischen der mittleren Lage der Aktivitätsmaxima und den Reizbewegungen gehen nicht über den normalen Variabilitätsbereich intakter Fälle hinaus. Das Versuchsbeispiel aus Abb. 10 zeigt deutlich, daß

Reaktionen nach einseitiger (VS 4) und beidseitiger (VS 4 und HS 8/9) Operation von lyraförmigen Organen praktisch identisch ausfallen können. Bei anderen, hier nicht dargestellten Fällen, ist die Reflex-
s t ä r k e vor und nach der Operation ähnlich starken Schwankungen unterworfen, wie beim Widerstandsreflex am Patella/Tibiagelenk.

Wider Erwarten ist also auch hier bei Berücksichtigung aller Versuche kein Ausschalteffekt nachzuweisen, der sich von der natürlichen Variabilität unterscheidet. Ein entscheidender Operationseffekt wäre eine drastische zeitliche Verschiebung der Reflexantwort oder der völlige Ausfall des Reflexes, wie er bei den nun zu erläuternden Experimenten zum tibialen Schutzreflex eintritt.

C. Tibialer "Schutzreflex"

Intakte lyraförmige Organe:

Grundsätzlich andere Verhältnisse ergeben sich bei andersartiger Reizung der lyraförmigen Organe auf der Tibia. Sie lassen sich nicht nur durch Hebung des Metatarsus reizen, sondern auch und sehr wirksam durch Auslenkung des Metatarsus e n t g e g e n seiner bevorzugten Hauptbewegungsebene nach vorn und hinten (s. S.9): Die Spalte von VS 4 werden komprimiert, wenn der Metatarsus um einige Grad (maximal 50°) in Richtung Laufbein-Vorderseite bewegt wird (Abb. 12). Entsprechendes gilt für HS 8 u. 9 bei Bewegung in Richtung Hinterseite (Barth, 1970).

Auf derartige Reizung antworten Muskeln in der Patella, also Muskeln, die bei der Reizbewegung *n i c h t* passiv gedehnt werden. Dies ist bei Bewegung nach vorn und Reizung von VS 4 der *P r o m o t o r t i b i a e* (Abb. 12), bei Bewegung nach hinten und Reizung von HS 8 der *R e m o t o r t i b i a e*. Es handelt sich hier also nicht um einen Widerstandsreflex, wie vorher beschrieben, sondern um eine Art "Schutzreflex", bei dem das Tier die Tibia zusammen mit den distalen Beingliedern vom Ort der Krafteinwirkung wegbewegt. Dabei werden offenbar die Muskeln aktiviert, welche (auf den Reizort bezogen) am nächsten Gelenk liegen, das eine solche Kompensationsbewegung überhaupt zuläßt.

Aus technischen Gründen erfolgte in diesen Versuchen die Reizbewegung jeweils aus der Ruhelage nach nur einer Seite, so daß in den Abbildungen nur ein Muskel bzw. Organ berücksichtigt ist.

Im Gegensatz zu den Widerstandsreflexen nimmt die Stärke des Schutzreflexes bei *k o n t i n u i e r l i c h e r* Reizung sehr rasch ab. Oft ist nur bei der ersten Reizperiode eine Muskelantwort erkennbar, während die Stärke der Widerstandsreflexe bei 10 kontinuierlichen Reizen allenfalls variiert, aber nicht fortlaufend abnimmt (Abb. 11). In den Untersuchungen zum Schutzreflex wurde deshalb für jeden Versuchsdurchgang mit 10 Einzelperioden gereizt, die jeweils durch eine 10 sec. Pause unterbrochen waren. Bei einem derartigen Reizprogramm ergibt sich kein systematischer Abfall in der Antwortintensität (Abb. 11 unten).

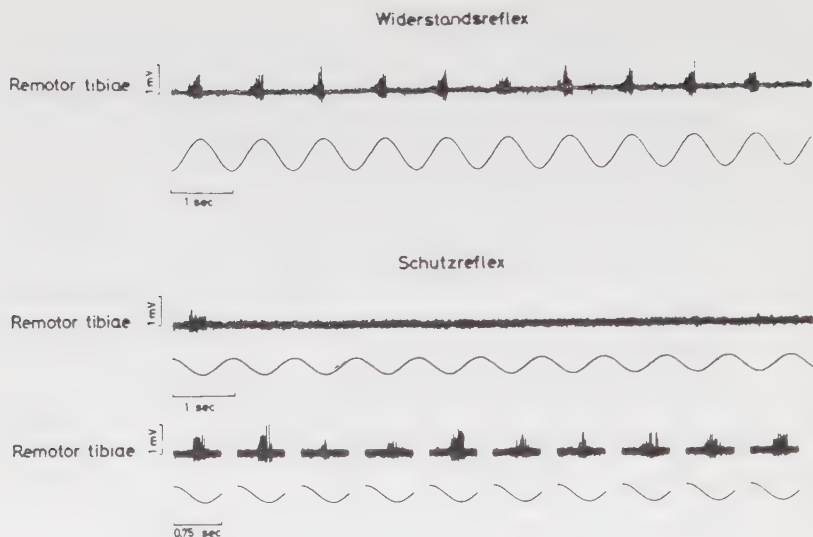


Abb. 11: Änderungen der Reflexstärke bei kontinuierlicher Reizung mit 10 Bewegungsperioden. Oben: Widerstandsreflex im Remotor tibiae bei Bewegung der Tibia nach vorn (Reizstrahl n. oben). Die Reflexstärke variiert, nimmt jedoch nicht sukzessiv ab. Mitte: Schutzreflex im gleichen Muskel bei Bewegung des Metatarsus nach hinten (Reizstrahl n. unten). Nur bei der 1. Periode ist ein Potentialburst auslösbar. Unten: Der gleiche Reflex bei Reizung mit diskreten Perioden. Die Pausen zwischen den 10 Einzelreizen sind 10 sec. lang. Auslenkung der Beinabschnitte jeweils aus ihrer Ruhelage mit einer Frequenz von 1 Hz.

Abb. 12 zeigt beispielhaft die Originalregistrierungen vom Promotor tibiae und dem VS 4 neben dem PSTH aus 10 Perioden (= 1 Versuchsdurchgang). Wie erwartet reagieren die empfindlicher Spalte des lyraförmigen Organs gleich bei Reizbeginn, während der Muskel mit einer Verzögerung

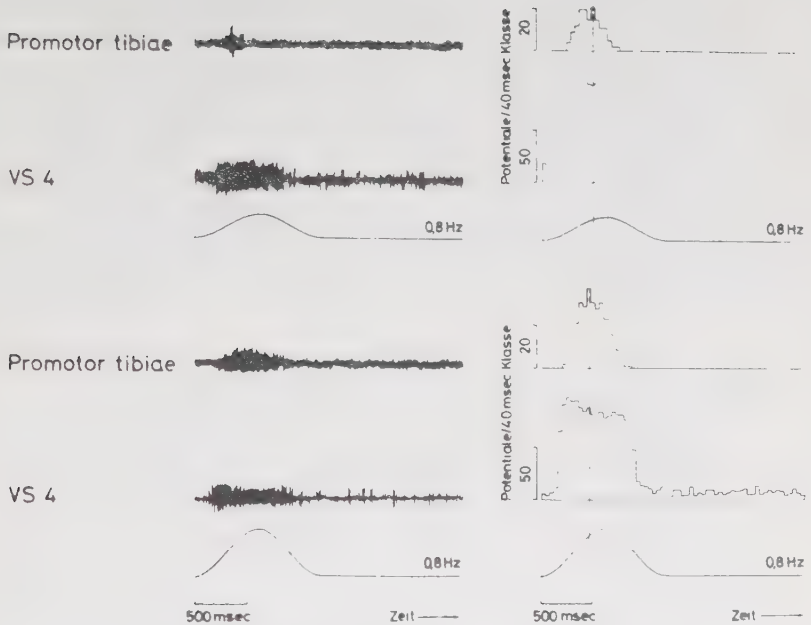


Abb. 12: S c n u t z r e f l e x im Promotor tibiae bei passiver Bewegung des Metatarsus aus der Ruheposition nach vorn (Reizstrahl nach oben). Synchrone Ableitung vom Muskel und dem gereizten lyraförmigen Organ VS 4 für einfache (oben) und verdoppelte Reizamplitude (unten). Links: Originalregistrierung der Antworten bei 1 Reizperiode. Rechts: PSTH für 1 Versuchsdurchgang = Summierung und Klasseneinteilung der Antworten auf 10 Einzelreize, die im Abstand von 10 sec. appliziert wurden.

erst zur Zeit der maximalen Receptoraktivität reagiert. Bei Verdoppelung der Reizamplitude erfolgt eine Verstärkung beider Reaktionen, die beim Receptor weniger stark ausgeprägt ist, da er in diesem Beispiel stark überschwellig gereizt wurde. Eine detaillierte Untersuchung zur Abhängigkeit der Muskelantworten von Reizfrequenz und -amplitude und die Rolle von verschiedenen Einzelspalten in einem Organ hierbei wurde in der vorliegenden Arbeit noch nicht durchgeführt.

Ausschalt- und Kontrollversuche (15 Versuche):

Nach Ausschaltung von VS 4 bzw. HS 8 ist die Reflexantwort bei allen 15 Versuchen drastisch verändert; mit Ausnahme einzelner regelloser Potentiale antworten die Muskeln nicht mehr (Abb. 13 u. 14). Weder eine Pause von 24 oder 48 Stunden noch Reize mit höheren Amplituden oder Frequenzen führen zu einer Wiederherstellung der Schutzreflexe.

Da dieser Befund zu den Ergebnissen bei Widerstandsreflexen im Gegensatz steht, wurden zur Bestätigung eine Reihe von Kontrollmaßnahmen getroffen:

1. Um sicherzustellen, daß eine Reaktionsänderung tatsächlich auf der Zerstörung der Rezeptoren selbst und nicht auf der Entfernung von cuticularem Material beruht, wurde dorsal, nahe dem intakten VS 4 ein Loch in die Cuticula gestochen, das etwa ebenso groß war wie das benachbarte Organ. Im Falle der Tibiahinterseite wurde anstelle eines Cuticulaloches das HS 9 zerstört (s. Abb. 1).

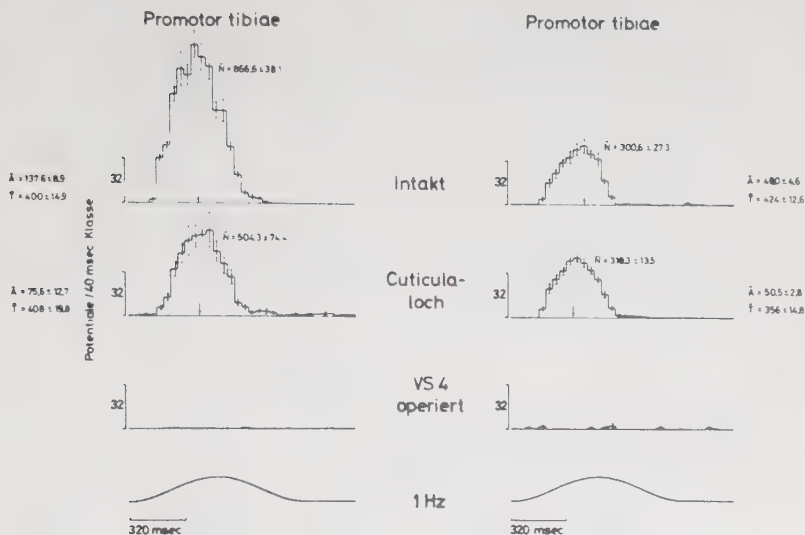


Abb. 13: Ausschaltversuche beim S c h u t z r e f l e x im Promotor tibiae; PSTH der Mittelwerte für 10 Versuchsdurchgänge. Die Befunde für 2 verschiedene Präparationen sind nebeneinander dargestellt. Nach Ausschaltung von VS 4 ist der Reflex unterbrochen (unten). Das Zerstechen eines kleinen Cuticulaareals dorsal vom intakten VS 4 führt nur zu insignifikanten Veränderungen des Reflexes gegenüber dem intakten Fall (Mitte). Reizstrahl nach oben = passive Auslenkung des Metatarsus aus der Ruhelage nach vorn.

Beide Eingriffe verändern die Reflexantwort nur unwesentlich, wenn man die gegebene Variabilität der Reaktionen berücksichtigt und diese mit dem drastischen Effekt nach Ausschalten von VS 4 bzw. HS 8 vergleicht (Abb. 13 u. 14).

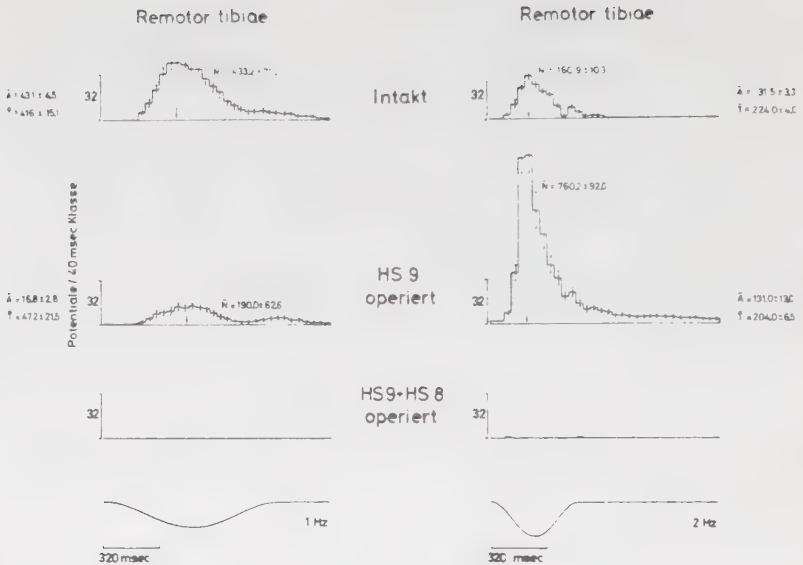


Abb. 14: Ausschaltversuche beim Schutreflex im Remotor tibiae. Darstellung für 2 verschiedene Präparationen. Die Zerstörung von HS 9 führt zur Instabilität der Reflexstärke: links starke Abnahme der mittleren Potentialanzahl $\bar{N}$, rechts starke Zunahme. Zusätzliche Zerstörung von HS 8 unterbricht den Reflexbogen (unten). Weitere Versuche zeigen, daß auch die Ausschaltung von HS 8 allein zum Ausfall der Muskelaktivität führt. Reizstrahl nach unten = passive Auslenkung des Metatarsus aus der Ruhelage nach hinten.

Dies gilt sowohl für die mittlere Reflexstärke ($\bar{N}$) als auch für die zeitliche Lage der Aktivitätsmaxima ($\bar{T}$). Die beiden Präparationen in Abb. 14 stellen Extremfälle

dar; während in dem linken Fall die Reflexstärke nach HS9-Operation abfällt, ist sie im rechten Fall deutlich erhöht. Bei Berücksichtigung aller Versuche ist jedoch keine gesetzmäßige Änderung in eine bestimmte Richtung nachweisbar. Offenbar führt die Zerstörung von HS 9 nur zu einer gewissen Instabilität der Reflexstärke. Ergänzend ist zu betonen, daß der Remotorreflex auch dann völlig ausfällt, wenn allein das HS8-Organ zerstört wird und HS 9 intakt bleibt.

2. Auch die Entfernung aller Gelenkborsten, die über das Gelenk von der Tibia zum Metatarsus ragen und bei der Bewegung ausgelenkt werden (Abb. 8), führt nicht zu Änderungen der Reflexantworten, die größer als die vorgefundenen Variabilitäten sind.

Nachdem also eine Reihe von erheblichen Eingriffen in der Nähe der Organe die Reflexantwort nicht unterbindet (Ausschaltung von Borstensensillen und eines benachbarten lyraförmigen Organs; Zerstechen von Cuticula), die Zerstörung von VS 4 bzw. HS 8 selbst jedoch zum völligen Ausfall von Muskelpotentialen führt, muß angenommen werden, daß die Reflexbahnen durch die Operation unterbrochen wurden.

DISKUSSION

A. Die Variabilität der Muskelantworten

Bei allen Versuchen - sowohl beim Widerstands- als auch beim tibialen Schutzreflex - zeigte sich, daß die Muskelantworten in ihrer Stärke sehr vom augenblicklichen "Erregungsniveau" des Tieres beeinflußt werden. Die hieraus resultierende Variabilität der Muskelaktivitäten ist wiederholt in vergleichbaren Versuchssituationen auch bei Insekten (Wilson, 1965; Delcomyn, 1971) und bei Crustaceen (Barnes et al., 1972) beobachtet worden. Bei den eigenen Experimenten wurden die methodischen Schwierigkeiten, die sich aus Unterschieden zwischen Einzeltieren ergeben, dadurch umgangen, daß jeweils das ganze Versuchsprogramm an mehreren Einzelpräparaten durchgeführt wurde.

Die Schwankungen der Reflexantworten bei einem Individuum lassen sich bisher nur teilweise kontrollieren. Vorversuche ergaben, daß sich die Reaktionsbereitschaft von Cupiennius stark durch Abdunkelung der Apparatur fördern läßt; der tibiale Schutzreflex war in der Regel nur bei Dämmerlicht auslösbar. Die Tiere sind auch in ihrem normalen Lokomotionsverhalten streng dunkelaktiv (eigene, unveröff. Messungen). Offenbar ist das Licht ein wichtiger Parameter, der das allgemeine Erregungsniveau und damit die Reaktionsbereitschaft auf die Bewegungsreize bestimmt.

Die Skelettmuskulatur von Spinnen ist polyneural und multiterminal innerviert (Rathmayer, 1966; Fourtner u. Sherman, 1973). Wie bei anderen Arthropoden lassen sich elektrophysiologisch excitatorische und inhibitorische Motoraxone nachweisen (Brenner, 1972). Es ist deshalb anzunehmen, daß Summations- und Inhibitionseffekte an einzelnen Muskelfasern die Entstehung von Muskelpotentialen und damit die Variabilität der Reflexantworten des ganzen Muskels beeinflussen. Näheren Aufschluss hierüber würden Ableitungen von einzelnen Motorneuronen geben. Sie wurden in der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt, weil dazu der Beinzyylinder aufpräpariert werden muß (s. S. 5).

B. Die Ausschaltversuche

Widerstandsreflexe

Die Ausschaltversuche bei Widerstandsreflexen im Spinnenbein (Abb. 5,6,9 u. 10) zeigen, daß die lyraförmigen Organe hier wider Erwarten nicht entscheidend beteiligt sind, obwohl sie nachweislich bei den passiven Auslenkungen von Beingliedern komprimiert und somit gereizt werden.² Offensichtlich sind die afferenten Meldungen der

² Pringle (1955) nahm an Beinen verschiedener Arachniden ähnliche Bewegungsreize vor und registrierte Impulse in sensorischen Beinnerven, die er auf die Aktivität von lyraförmigen Organen zurückführte.

lyraförmigen Organe zur Auslösung dieses Reflexes nicht notwendig. Das gleiche gilt für gelenküberstehende Borstensenillen. Allenfalls kann ein gewisser tonischer Einfluß dieser Rezeptoren auf das "allgemeine Erregungsniveau" der Tiere angenommen werden, da sich nach der Operation Änderungen in der Reaktionsstärke ergeben können. Dieser tonische Effekt ist nicht eindeutig nachzuweisen, weil die Änderungen regellos sind (Abb. 5 u. 6). Es muß demnach angenommen werden, daß andere Rezeptoren im Spinnenbein für die Auslösung und sensorische Kontrolle der hier untersuchten Widerstandsreflexe verantwortlich sind.

In erster Linie kommen dafür die sog. "Gelenkrezeptoren" in Frage (Parry, 1960; Rathmayer u. Koopmann, 1970). Die Dendriten dieser multiterminalen Sinneszellen endigen in der Hypodermis der Gelenkmembran. Für eine Gruppe dieser Rezeptoren am Femur/Patellagelenk der Vogelspinne Eurypelma liegen elektrophysiologische Untersuchungen vor (Rathmayer, 1967). Die Sinneszellen antworten, wenn die Patella aus der Ruhestellung gestreckt bzw. angehoben wird. Bei Ableitungen vom sensorischen Nerv lassen sich phasische und tonische Einheiten identifizieren. Entsprechende Rezeptoren kommen am Patella/Tibia- und am Tibia/Metatarsusgelenk vor und könnten dort die hier beschriebenen Widerstandsreflexe kontrollieren. Eine direkte Überprüfung dieser Möglichkeit in den eigenen Versuchen erfolgte bisher nicht, weil zum Ausschalten der Gelenkrezeptoren (z.B. Durchtrennung des sensorischen Beinerven) der Beinzylin der aufpräpariert werden muß (s. S. 5).

Ebenso ist es möglich, daß die Widerstandsreflexe von bisher für Spinnen nicht beschriebenen, aber von Skorpionen

bekannten "Muskelreceptoren" kontrolliert werden (= Sinneszellen, die bei Streckung eines speziellen Receptormuskels gereizt werden). Bowerman (1972a, b) fand solche Organe im Postabdomen von Centruroides; sie sind dort an Widerstandsreflexen von Muskelantagonisten beteiligt.

Schutzreflex

Im Gegensatz hierzu stehen die Ergebnisse der Ausschaltversuche beim tibialen Schutzreflex von Cupiennius. Bei den hier vorgenommenen passiven Auslenkungen des Metatarsus entgegen seiner bevorzugten Bewegungsebene werden die gelenknahen lyraförmigen Organe der Tibia sehr wirksam gereizt (Barth 1972b; 1973) und weiter proximal Patellarmuskeln reflektorisch aktiviert, die in der Lage sind, das Bein vom Ort der Krafteinwirkung wegzubewegen (Abb.12). Der völlige Ausfall dieser Reflexe nach Zerstörung der Organe (Abb. 13 u. 14) weist darauf hin, daß die reflektorische Muskelaktivität von den Organen nicht nur moduliert, sondern direkt von ihnen ausgelöst wird. Das Ergebnis der Kontrollversuche (Cuticulaloch; Borstenentfernung) unterstützt diesen Befund.

Die Ausschaltversuche an den lyraförmigen Organen auf der Tibiahinterseite (HS 8 u. 9) deuten auf eine unterschiedliche Rolle dieser zwei engbenachbarten Organe hin. Beide werden bei passiver Auslenkung des Metatarsus zur Hinterseite komprimiert, doch allein die Zerstörung vor

HS 8 führt zur Unterbrechung des Schutzreflexes im Remotor tibiae (Abb. 14). Ob den offenbar getrennten Funktionen dieser Organe auch eine unterschiedliche Verschaltung im ZNS entspricht, kann anhand der vorliegenden Experimente noch nicht entschieden werden.

C."Proprioceptoren" als Glieder von Regelkreisen

Die Spaltsinnesorgane der Arachniden, insbesondere die lyraförmigen Organe der Spinnenbeine, sind wiederholt als "Proprioceptoren" bezeichnet worden (Pringle, 1955; 1961; Edgar, 1963; Finlayson, 1968; u.a.). Die eigenen Experimente belegen, daß eine derartige verallgemeinernde Klassifizierung allein auf Grund von receptorphysiologischen Untersuchungsergebnissen an wenigen ausgewählten Organen nur beschränkten Aussagewert hat und die Frage nach einer Rolle einzelner Organe gar nicht beantwortet. Hierzu muß möglichst der ganze Funktionskreis untersucht werden, d.h. ausgehend vom adäquaten Reiz Afferenzen und Efferenzen und womöglich auch die zwischengeschalteten nervösen Verbindungen. Für einige der gelenknahen lyraförmigen Organe ist dies in der vorliegenden Arbeit zumindest im Ansatz geschehen: Sie sind nicht erkennbar an Widerstandsreflexen beteiligt, obwohl sie bei den passiven Bewegungen gereizt werden, sicher jedoch beim kompensatorischen

Schutzreflex. Dieses wichtige Ergebnis eröffnet eine Möglichkeit, im Vergleich mit ähnlichen Untersuchungen bei anderen Arthropoden nun eine weiterreichende Hypothese über die Beteiligung von verschiedenen Proprioceptor t y p e n in bestimmten neuro-muskulären Regelsystemen zu entwickeln.

Bei Arthropoden findet sich eine Fülle von Mechano-receptoren, die trotz ihrer morphologischen und topographischen Vielfältigkeit als Proprioceptoren bezeichnet werden, weil sie direkt an Muskelreflexen, wie z.B. den Widerstandsreflexen, beteiligt sind oder als Glieder von komplexen Regelsystemen z e n t r a l p r o g r a m m i e r t e Verhaltensweisen modulieren (Übersicht s. z.B. Miller, 1974; Huber, 1974). Das für die folgende Argumentation wichtigste physiologische Merkmal zur Unterscheidung dieser Organe sind die für sie adäquaten Eingangsreize "Kraft" oder "Weg".

Die campaniformen Sensillen der Insekten, die Trichterkanalorgane der Crustaceen sowie die Spaltsinnesorgane der Arachniden sind in erster Linie "K r a f t r e c e p t o r e n". Sie liegen überwiegend im harten Exoskelett der Tiere und percipieren winzige Verformungen, die durch von außen einwirkende Kräfte erzeugt werden (z.B. Schwerkraft, Luft- und Wasserströmung, Substratvibration, u.a.) oder durch im Körper selbst aktive, eigene Muskulatur (Barth, 1976; Laverack, 1976). Entsprechend diesem adäquaten Reizcharakter

meter "Kraft" sind die Rezeptoren seriell angeordnet, analog einem Amperemeter zur Stromstärkemessung in einem elektrischen Stromkreis.

Demgegenüber steht die morphologisch uneinheitliche Gruppe von "internen" Mechanorezeptoren, deren Dendrite an Gelenkmembranen oder an Muskel- und Bindegewebe gekoppelt sind, das Gelenke überspannt, also an Strukturen, die sich a priori durch Beweglichkeit und fehlende mechanische Steifheit auszeichnen. Diese Organe messen vornehmlich die Bewegung und Position eines Extremitätensegmentes relativ zu seinem Nachbarn. Entsprechend ihrer adäquaten Reizgröße "Weg" sind diese "Positions- und Bewegungsdetektoren" parallel angeordnet, analog einem Voltmeter zur Spannungsmessung im Stromkreis. Zu diesen Rezeptoren zählen die Chordontonalorgane von Crustaceen und Insekten, speziell bei Crustaceen die Myochordontonalorgane sowie die weit verbreiteten Streck-, Gelenk- und Muskelrezeptoren (Übersicht in Wright, 1976). Auch bestimmte Borstensensillen können als Positionsrezeptoren angesprochen werden (z.B. Borstenfelder auf dem Schabentrochanter; s. Wong u. Pearson, 1976).

Neben diesen konstruktionsmorphologischen und receptor-physiologischen Unterschieden lassen sich bei kritischer Betrachtung der oft widersprüchlichen Literatur Prinzipien erkennen, nach denen Bewegungs- und Positionsrezeptoren nur in propriozeptiven Regelsystemen mit negativer Rückkopplung und Kraftrezeptoren als Glieder von Regelkreisen mit positiver Rückkopplung vorkommen. Im Einzelnen läßt sich dies folgendermaßen belegen:

Systeme mit n e g a t i v e r Rückkopplung:

In Tab. 1 sind exemplarisch Fälle für den Einsatz von Positions- und Bewegungsrezeptoren bei W i d e r s t a n d s- r e f l e x e n in verschiedenen Arthropodenmuskeln zusammengestellt. Das gemeinsame Merkmal dieser Reflexe mit negativer Rückkopplung ist, daß der zur Reizbewegung antagonistisch wirkende Muskel aktiviert wird (und so "Widerstand leistet"), während der Synergist gehemmt wird. Der letztgenannte Inhibitionseffekt ist nicht in allen Fällen direkt nachgewiesen. Er scheint jedoch im Verhalten die wichtigere Rolle zu spielen: Bei Ausführung einer zentral programmierten Bewegung (Laufen u. Fliegen von Insekten) hat fehlende Inhibition eine verlängerte Aktivität des Synergisten zur Folge, die zum "Übertreten" beim Laufen bzw. einer vergrößerten Schlagamplitude und damit verringerten Schlagfrequenz beim Fliegen führt. Aufgeführt sind solche Beispiele, die nicht nur von receptorphysiologischen Ergebnissen, sondern auch von verhaltensphysiologischen Ausschaltexperimenten belegt werden (Ausnahme: Bowerman, 1972 b). Für Chordotonalorgane und Myochordotonalorgane ist nur die Wirkungsweise aufgeführt, die sich bei Streckung des Rezeptors ergibt. Die "Stauchung" dieser Organe führt zu einer gegensinnigen Wirkungsweise, die allerdings nicht für alle Fälle eindeutig nachgewiesen ist.

Die eigenen Befunde zu den Widerstandsreflexen im Spinnenbein fügen sich zwanglos in den aufgezeigten Rahmen. Die

SINNESORGAN:	VORKOMMEN:	REIZUNG BEI:	WIRKUNG DER AFFERENZEN:	AUSSCHALTEFFEKT IM VERHALTEN:	AUTOR:
Streckreceptor (Inseenschrecke)	Flügelgelenke	Flügel- schwingung	Flugmuskeln Depressoraktiv. Levatorinhib.	Verminderung der Flügel- schlagfrequenz	Pabst (1965) Burrows (1975) Wilson u. Gettrup (1963)
Borstensen- sillen (Schabe)	Laufbein Trochanter	Beugung des Femur	Femurmuskeln Extensoraktiv. Flexorinhib.	"Übertreten" beim Laufen	Wong u. Pearson (1976)
Chordotonalorg. (Staubneu- schrecke)	Laufbein Femur/Libia- gelenk	Beugung der Tibia	Tibiamuskeln Extensorakti- vierung	"Übertreten" beim Laufen	Bässler (1972)
Myochoordotonal- organ (Krabbe)	Laufbein Mero/Carpo- poditgelenk	Beugung des Carpopoditen	Carpopoditmusk. Extensoraktiv. Flexorinhib.	"Hyperflexion" beim Laufen	Fourtner u. Evoy (1973) Evoy u. Cohen (1969)
Muskelreceptor- organ (Skorpion)	Postabdomen- segmente	Beugung von Segmenten des Postabdomens	Aktivierung der ventr. Extenso- ren u. later. Muskeln des Postabdomens	?	Bowerman (1972 b)

Tab. 1: Positions- und Bewegungsrezeptoren bei Widerstandsreflexen von Arthropoden mit negativer Rückkopplung.

Ausschaltversuche sprechen dafür, daß nicht die zerstörten lyraförmigen Organe diese Reflexe auslösen, sondern Positions- und Bewegungsrezeptoren ("Gelenkrezeptoren"; Rathmayer, 1967). Auch gelenküberstehende Borsten, die morphologisch und topographisch als Positionsrezeptoren in Frage kommen, sind nach den eigenen Befunden nicht erkennbar daran beteiligt.

Bei der aktiven Lokomotion von Cupiennius könnten diese Widerstandsreflexe die gleiche Rolle spielen wie die in Tab. 1 aufgeführten Beispiele bei Insekten und Crustaceen. Jedenfalls bleibt die Reflexstärke bei kontinuierlicher Reizung über lange Zeit konstant (Abb.11), was für eine Beteiligung bei der Lokomotion zu fordern wäre.

Systeme mit p o s i t i v e r Rückkopplung:

Für die verhaltensphysiologische Rolle von Kraftrezeptoren liegen vergleichsweise wenig Beispiele vor. Regelsysteme, bei denen ihre Beteiligung nachgewiesen ist, sind solche mit positiver Rückkopplung (Tab. 2). Die Afferenzen wirken aktivierend, also verstärkend auf den zur Bewegung synergistisch tätigen Muskel: Campaniforme Sensillen des Hinterflügels von Heuschrecken werden beim Flügelabschwung gereizt; ihre Afferenzen aktivieren dabei bestimmte Depressoren des Vorderflügels, die beim Abschwung dessen Anstellwinkel regulieren (Gettrup, 1965; 1966). Campaniforme Sensillen des Schabentrochanters werden bei

SINNESORGAN:	VORKOMMEN:	REIZUNG BEI:	WIRKUNG DER AFFEREN/IN:	AUSSCHALTEFFEKT:	AUTOR:
Campaniforme Sensillen (Heuschrecke)	Flügel- unterseite	Depression des Flügels (insbes. Hinter- flügel)	Flugmuskeln Depressoraktiv. Anstellwinkel Vorderflügel	Störung des Steigfluges	Gettrup (1966, 1965)
Campaniforme Sensillen (Schabe)	Laufbein Trochanter	Druck auf Tro- chanter; mech. Belastung des Tieres	Femurmuskeln Depressorakti- vierung	?	Pearson (1972)
Lyraförmige Spaltsinnes- organe (Spinnen)	Laufbein Tibia	Laterale Aus- lenkung des Metatarsus	Patellarmusk. Aktivierung v. Promotor bzw. Remotor tibiae	Reflex- unterbrechung	vorliegende Arbeit Barth (1972 b)
Trichterkanal- organe (Crustaceen)	Laufbein distales Seg- ment	?	?	?	Shelton u. Laverack (1968)

Tab. 2: "Kraftreceptoren" als Glieder in Regelsystemen von Arthropoden mit positiver Rückkopplung.

mechanischer Belastung des Tieres gereizt; ihre Afferenzen wirken excitatorisch auf den Femurdepressor, der die Stemmphase beim Laufen einleitet. Die reflektorische Verstärkung der Aktivität dieses Muskels kann bei jedem Schritt die momentane Belastung kompensieren (Pearson, 1972).

Auch beim tibialen Schutzreflex im Spinnenbein erfolgt die Aktivierung von Promotor- bzw. Remotor tibiae auf dem Wege einer positiven Rückkopplung: Bei passiver Bewegung des Metatarsus zur Vorderseite wird der Promotor, bei Bewegung nach hinten der Remotor aktiviert. Das Tier bewegt so das Bein weg vom Ort der einwirkenden Kraft und schützt sich vor Belastungen, die sonst evt. zur Desartikulation des Tibia/Metatarsusgelenkes führen könnten. In wieweit dieses Regelsystem auch eine Rolle bei der aktiven Lokomotion von Cupiennius spielen könnte, kann anhand der bisherigen Befunde nicht gesagt werden. Nach Zerstörung von lyraförmigen Organen auf Femur und Tibia ist eine Beeinträchtigung der normalen Laufkoordination von Cupiennius mit bloßem Auge und durch Auswertung von Laufspuren nicht erkennbar (Seyfarth u. Barth, 1972). Allerdings fehlen zur Bestätigung dieser Beobachtungen detaillierte Filmanalysen des Lokomotionsverhaltens. Entgültigen Aufschluß über eine mögliche Beteiligung von lyraförmigen Organen können nur Messungen der Verformungen bzw. Kräfte im Exoskelett von laufenden Tieren geben und deren Korrelation mit Muskelableitungen und Filmaufnahmen.

Ergänzend zu den durch Tab. 1 und 2 nahegelegten Zusammenhängen sei eine rein verhaltensphysiologische Untersuchung zur sensorischen Kontrolle von Drehbewegungen bei Springspinnen erwähnt (Land, 1972), die für eine Trennung von Bewegungs- und Kraftmessungen bei demselben Verhaltensablauf spricht.

Auf einen sich bewegenden optischen Reiz antworten Springspinnen mit einer Drehreaktion, die von optischen Rückmeldungen unabhängig ist. Die Größe des Drehwinkels und die Drehgeschwindigkeit des Tieres werden durch die Zahl der einzelnen Beinbewegungen bzw. die Bewegungsfrequenz bestimmt und nicht durch eine Variation der Schrittlängen. Die Präzision der Reaktion wird durch von außen einwirkende Trägheitsmomente kaum gestört, d.h. es erfolgt eine Kompensation der Belastungen durch positive Rückkopplung auf entsprechende Beinmuskeln unter Beibehaltung der Konstanten Schrittlänge. Erst bei sehr hohen Belastungen, die in etwa dem 900fachen Trägheitsmoment des Spinnenkörpers selbst entsprechen, ähnelt die Endphase der Drehung einer gedämpften Schwingung; das Tier bewegt sich zuerst leicht über das Ziel hinaus, macht dann eine leichte Gegenbewegung usw., bis die entgültige Position eingestellt ist. Der Autor vergleicht dieses "Einschwingen" am Ende der Drehreaktion mit einer Abfolge von Widerstandsreflexen in den Beinmuskeln. Leider fehlen in dieser Untersuchung Ausschaltexperimente an Sinnesorganen der Beine. Aus dem oben Gesagten leitet sich die Hypothese ab, daß bei der Kompensation von Belastungen Afferenzen von lyraförmigen Organen der Beine eine Rolle spielen, und Gelenkrezeptoren bei der Einstellung der entgültigen Position beteiligt sind.

APPENDIX

Summenableitungen von Arthropodenmuskeln mit chronisch implantierten Elektrodendrähten (Myogramme) haben sich als relativ einfache und erfolgreiche Methode erwiesen, um die Beteiligung und das Zusammenspiel mehrerer Muskeln bei ganzen Verhaltensabläufen zu erfassen (z.B. Kutsch, 1969; Elsner, 1975). Technisch besonders einfach sind hierbei *m o n o p o l a r e* Ableitungen, bei denen mehrere Muskeln gegen eine gemeinsame indifferente, geerdete Elektrode gemessen werden. Elsner (1975) leitete bei Heuschrecken auf diese Weise von bis zu 30 Implantationsstellen ab.

Bei den eigenen Experimenten an Spinnen ergab sich wider Erwarten bei monopolarer Ableitung von 2 benachbarten Beinmuskeln, z.B. Antagonisten, daß die beiden Potentialverläufe annähernd identisch waren, d.h. eine synergistische Tätigkeit der Antagonisten vorgetäuscht wurde ("Überspieleffekt"). Technische Fehler an den Verstärkern waren ausgeschlossen.

Zur Erklärung dieses Effektes wurden die Ableitbedingungen, d.h. Elektrodenwiderstände und Impedanzen im Muskelgewebe genauer definiert. Abb. 15 (oben) beschreibt schematisch die Anordnung von möglichen Impedanzen (Z) für die monopolare bzw. bipolare Ableitung von 2 benachbarten Spinnenmuskeln. Darunter ist für jede dieser Bedingungen ein Ersatzschaltbild angegeben.

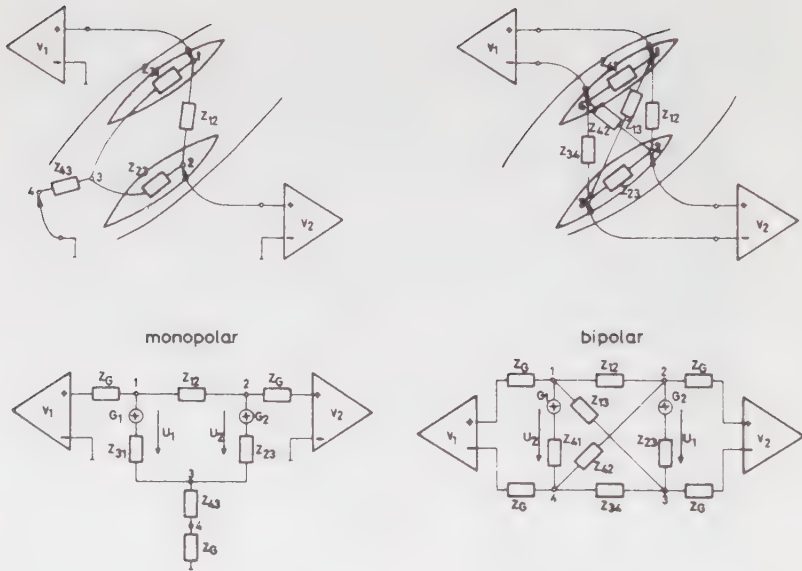


Abb. 15: Oben: Schematische Anordnung von Impedanzen (Z) bei monopolarer u. bipolarer Ableitung von 2 benachbarten Muskeln (schraffiert) im Spinnenbein. V_1 u. V_2 : AC-Verstärker. Ableitstellen u. dazwischenliegende Impedanzen sind fortlaufend nummeriert; Pkt. 4 entspricht im Fall der monopolaren Ableitung der indifferenten (geerdeten) Elektrode, die sich im Abdomen der Spinne befindet. Unten: Ersatzschaltbild für jede Ableitbedingung; Z_G = Grenzflächenwiderstand; G_1 u. G_2 = Spannungsquellen, die U_1 u. U_2 = Muskelpotentiale hervorrufen. Näheres s. Text.

Die Impedanzen zwischen den in Abb. 15 näher bezeichneten Ableitstellen wurden mit einer R-L-C Meßbrücke (Rhode & Schwarz) und mit einem "Impedance Check Module" (F. Haer & Co. 40601) gemessen. Die Meßfrequenz betrug in beiden Fällen 1 kHz, was den Spannungsänderungen beim Auftreten eines Muskelpotentials in etwa entspricht.

M o n o p o l a r e Ableitung (Abb. 15, links):

Tritt an einem Muskel, also z.B. zwischen den Punkten 2 und 3 eine Spannungsänderung auf, so wird diese a) am Verstärker V_2 erscheinen; b) durch die Widerstände Z_{12} und Z_{31} derart geteilt, daß zwischen den Punkten 1 und 3 (und damit an V_1) die Spannung $U_1 = U_2 \frac{Z_{31}}{Z_{31} + Z_{12}}$ liegt. Ebenso erscheint die Spannung, die zwischen 1 und 3 auftritt, an V_2 . Dieser Fall tritt immer dann ein, wenn Z_{12} in der gleichen Größenordnung wie Z_{31} oder noch darunter liegt. Tatsächlich ergaben die Impedanzmessungen am Präparat, daß die Widerstandsbeträge von Z_{31} , Z_{12} und Z_{23} annähernd gleich groß waren. Sie lagen bei insgesamt 3 Messungen zwischen 450 und 500 KOhm.

B i p o l a r e Ableitung (Abb. 15, rechts):

Bei bipolarer Ableitung und differentieller Verstärkung der Muskelpotentiale mit 2 differenten Elektroden pro Muskel wird ein "Überspielen" vermieden: Aufgrund der nahezu symmetrischen Lage der beiden Ableitsteller

(Punkt 1 u. 4 bzw. 2 u. 3) sind annähernd gleiche Impedanzen Z_{13} u. Z_{42} bzw. Z_{12} u. Z_{34} zu erwarten.

Wenn zwischen 1 u. 4 eine Spannung entsteht (Muskelpotential), die mit dem Verstärker V_1 registriert wird, so werden an den Punkten 2 u. 3 auch Potentiale (gegen Masse) messbar sein. Durch die symmetrische Anordnung der Widerstände sind diese Potentiale jedoch gleich hoch, so daß zwischen 2 u. 3 keine Spannung erscheint, die mit V_2 (differenziell) gemessen werden könnte. Unterschiede in den Grenzflächenimpedanzen Z_G , die unvermeidbar sind, beeinflussen diese Ergebnis nicht.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Bei der Spinne Cupiennius salei Keys. lassen sich durch Auslenkung einzelner distaler Laufbeinsegmente (Tibia bzw. Metatarsus; Abb. 1) Beinmuskelreflexe auslösen. Bei den vorgenommenen Beinbewegungen werden gelenknahe lyraförmige Spaltsinnesorgane gereizt. Anhand von extracellulären Muskelpotentialableitungen wurde mit selektiven Ausschaltversuchen eine mögliche Beteiligung von einzelnen lyraförmigen Organen bei "Widerstandsreflexen" und bei "tibialen Schutzreflexen" untersucht.

2. Bei Auslenkung der Tibia sowie des Metatarsus in ihren bevorzugten Bewegungsebenen werden solche Muskeln aktiviert, die den passiven Reizbewegungen entgegenwirken (Abb. 3 u. 7) und somit "Widerstand leisten" (W i d e r s t a n d s r e f l e x e ; Regelung im Sinne einer negativen Rückkopplung). Demgegenüber werden bei geringer lateraler Auslenkung des Metatarsus, also entgegen seiner Hauptbewegungsebene, Muskeln in der weiter proximal gelegenen Patella aktiviert (Abb. 12), die in der Lage sind, die distalen Beinabschnitte vom Ort der Krafteinwirkung wegzubewegen und so z.B. vor Desartikulation zu schützen (S c h u t z r e f l e x e ; Regelung im Sinne einer positiven Rückkopplung).

3. Diese Reflexe sind nur in Muskeln des gereizten Beines selbst auslösbar; bei den hier vorgenommenen Reizbewegungen war eine reflektorische Aktivierung von Muskulatur in anderen, ipsi- oder kontralateralen Beinen nicht zu beobachten.

4. Bei wiederholter Reizung sind die Stärke der Einzelantworten (Anzahl der Muskelpotentiale) und die zeitliche Beziehung zwischen dem jeweiligen Aktivitätsmaximum und dem Reizverlauf variabel. Nur bei Durchführung von umfangreichen Versuchsserien und anschließender Mittelung dieser Parameter (Abb. 4) ist eine Abgrenzung von Ausschalteffekten gegenüber den natürlichen Reaktionsschwankungen möglich.

5. Nach Zerstörung der lyraförmigen Organe sowie nach Entfernung von Borsten an den untersuchten Gelenken bleiben die Widerstandsreflexe erhalten. Postoperative Änderungen in der mittleren Reflexstärke und in der mittleren Lage des Aktivitätsmaximums lassen sich beim Vergleich mit den natürlichen Schwankungen der Reaktion intakter Tiere nicht erkennen (Abb. 5, 6, 9 u. 10). Vermutlich werden die Widerstandsreflexe im Spinnenbein von internen "Gelenkrezeptoren" ausgelöst.

6. Demgegenüber erfolgt eine völlige Unterbrechung der Schutzreflexe nach selektiver Zerstörung der jeweils gereizten lyraförmigen Organe am Tibia/Metatarsusgelenk (Abb. 13 u. 14). Geeignete Kontrollversuche, bei denen nahe bei den intakten

lyraförmigen Organen kleine Löcher in die Cuticula gestochen wurden, führen *n i c h t* zu signifikanten Änderungen des Reflexmusters und verifizieren damit den Befund. Im Fall der Tibiahinterseite, wo sich 2 lyraförmige Spaltsinnesorgane befinden (Abb. 1), führt allein die Zerstörung des Organs HS 8 zum Ausfall des Schutzreflexes (Abb. 14).

7. Bei Berücksichtigung von vergleichbaren Untersuchungen und von Verhaltensexperimenten an anderen Arthropoden lassen sich Prinzipien erkennen, nach denen "Kraftrezeptoren" im harten Exoskelett, wie die Spaltsinnesorgane der Arachniden und die campaniformen Sensillen der Insekten, nur als Glieder von proprioceptiven Regelsystemen mit positiver Rückkopplung eingesetzt werden (Tab. 2). Entsprechende Beispiele, wie auch die eigenen Ausschaltexperimente zu den Widerstandsreflexen im Spinnenbein, sprechen dafür, daß "Positions- und Bewegungsdetektoren" (z.B. Streck-, Gelenk- und Muskelrezeptoren, die im Körper der Tiere mit Muskel- und Bindegewebe assoziiert sind) als Glieder von Regelkreisen mit negativer Rückkopplung vorkommen.

LITERATURVERZEICHNIS

- Bässler, U.: Der Regelkreis des Kniesehenreflexes bei der Stabheuschrecke Carausius morosus: Reaktionen auf passive Bewegungen der Tibia. Kybernetik 12, 8-20 (1972).
- Barnes, W.J.P., Spirito, C.P., Evoy, W.H.: Nervous control of walking in the crab, Cardisoma guanhumi, II. Role of resistance reflexes in walking. Z. vergl. Physiol. 76, 16-31 (1972).
- Barth, F.G.: Ein einzelnes Spaltsinnesorgan auf dem Spin-
nentarsus: seine Erregung in Abhängigkeit von den Para-
metern des Luftschallreizes. Z. vergl. Physiol. 55,
407-449 (1967).
- Der sensorische Apparat der Spaltsinnesorgane (Cupien-
nius salei Keys., Araneae). Z. Zellforsch. mikrosk.
Anat. 112, 212-246 (1971).
 - Die Physiologie der Spaltsinnesorgane, I. Modellver-
suche zur Rolle des cuticularen Spaltes beim Reiztrans-
port. J. comp. Physiol. 78, 315-336 (1972a).
 - Die Physiologie der Spaltsinnesorgane, II. Funktio-
nelle Morphologie eines Mechanoreceptors. J. comp.
Physiol. 81, 159-186 (1972b).
 - Bauprinzipien und adäquater Reiz bei einem Mechano-
receptor. Verh. dt. zool. Ges. 66, 25-30 (1973).
 - Sensory information from strains in the exoskeleton. In:
H.R. Hepburn (ed.). The insect integument, pp. 445-473,
Elsevier, Amsterdam. (1976).

- u. Libera, W.: Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von Cupiennius salei Keys. Chelicerata (Araneae). Z. Morph. Ökol. Tiere 68, 343-369 (1970).
 - u. Pickelmann, P.: Lyriform slit sense organs in spiders. Modelling an arthropod mechanoreceptor. J. comp. Physiol. 103, 39-54 (1975).
 - u. Seyfarth, E.-A.: Slit sense organs and kinesthetic orientation. Z. vergl. Physiol. 74, 326-328 (1971).
 - u. Stagl, J.: The slit sense organs of arachnids. A comparative study of their topography on the walking legs. Zoomorph. 1976 (im Druck).
- Bowerman, R.F.: A muscle receptor organ in the scorpion postabdomen, I. The sensory system. J. comp. Physiol. 81, 133-146 (1972a).
- A muscle receptor organ in the scorpion postabdomen, II. Reflexes evoked by MRO stretch and release. J. comp. Physiol. 81, 147-157 (1972b).
- Brenner, H.R.: Evidence for peripheral inhibition in an Arachnid muscle. J. comp. Physiol. 80, 227-231 (1972).
- Brown, R.B.: The musculature of Agelena naevia. J. Morph. 64, 115-166 (1939).
- Bullock, T.H.: The origins of patterned nervous discharge. Behav. 17, 48-59 (1961).
- Burrows, M.: Monosynaptic connections between wing stretch receptors and flight motorneurones of the locust. J. exp. Biol. 62, 189-219 (1975).

- Chapman, K.M.: Campaniform sensilla of the tactile spines of the legs of the cockroach. J. exp. Biol. 42, 191-203 (1965).
- Cohen, M.J.: The dual role of sensory systems: Detection and setting central excitability. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30, 587-599 (1965).
- DeLong, M.: Central patterning of movement. Neurosci. Res. Prog. Bull. 9, 10-30 (1971).
- Delcomyn, F.: Computer aided analysis of a locomotor reflex in the cockroach Periplaneta americana. Z. vergl. Physiol. 74, 427-445 (1971).
- Dillon, L.S.: The myology of the araneid leg. J. Morph. 90, 467-480 (1952).
- Edgar, A.L.: Proprioception in the legs of Phalangids. Biol. Bull. 124, 262-267 (1963).
- Ellis, L.H.: The mechanism of extension in the legs of spiders. Biol. Bull. 86, 41-50 (1944).
- Elsner, N.: Neuroethology of sound production in Gomphocerine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) II. Neuromuscular activity underlying stridulation. J. comp. Physiol. 97, 291-322 (1975).
- Evoy, W.H., Cohen, M.J.: Sensory and motor interaction in the locomotor reflexes of crabs. J. exp. Biol. 51, 151-169 (1969).
- Finlayson, L.H.: Proprioceptors in the invertebrates. Symp. zool. Soc. Lond. 23, 217-249 (1968).

- Fourtner, C.R., Evoy, W.H.: Nervous control of walking in the crab, Cardisoma guanhumi IV. Effects of myo-chordotonal organ ablation. J. comp. Physiol. 83, 319-329 (1973).
- , Sherman, R.G.: Chelicerate skeletal neuromuscular systems. Amer. Zool. 13, 271-289 (1973).
- Gaubert, P.: Notes sur les organes lyriformes des arachnides. Soc. philomath. Paris, Ser. 8 (2), 47-53 (1890).
- Gettrup, E.: Sensory mechanisms in locomotion: The campaniform sensilla of the insect wing and their function during flight. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30, 587-599 (1965).
- Sensory regulation of wing twisting in locusts. J. exp. Biol. 44, 1-16 (1966).
- Hener, Th.: Spaltsinnesorgane und Vibrationssinn beim Beutefang der Spinne Cupiennius salei Keys. Unveröff. Diplomarbeit, München (1976).
- Huber, F.: Neural integration (Central nervous system). In: M. Rockstein (ed.). The physiology of Insecta, vol. IV, pp. 3-100. Academic Press, London (1974).
- Kutsch, W.: Neuromuskuläre Aktivität bei verschiedenen Verhaltensweisen von drei Grillenarten. Z. vergl. Physiol. 63, 335-378 (1969).
- Land, M.F.: Stepping movements made by jumping spiders during turns mediated by the lateral eyes. J. exp. Biol. 57, 15-40 (1972).

- Laverack, M.S.: External proprioceptors. In: P.J. Mill (ed.) Structure and function of proprioceptors in the invertebrates, pp. 1-63. Chapman and Hall, London(1976).
- Liesenfeld, F.J.: Ober Leistung und Sitz des Erschütterungssinnes von Netzspinnen. Biol. Zbl. 80, 465-475 (1961).
- Miller, P.L.: Rhythmic activities and the insect nervous system. In: L.B. Browne (ed.) Experimental analysis of insect behaviour, pp. 114-138. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1974).
- Pabst, H.: Elektrophysiologische Untersuchung des Streckreceptors am Flügelgelenk der Wanderheuschrecke Locusta migratoria. Z. vergl. Physiol. 50, 498-541 (1965).
- Parry, D.A.: The small leg-nerve of spiders and a probable mechanoreceptor. Quart. J. Micr. Sci. 101, 1-8 (1960).
- , Brown, R.H.J.: The hydraulic mechanism of the spider leg. J. exp. Biol. 36, 423-433 (1959).
- Pearson, K.G.: Central programming and reflex control of walking in the cockroach. J. exp. Biol. 56, 173-193 (1972).
- Pringle, J.W.S.: Proprioception in insects II. The action of the campaniform sensilla on the leg. J. exp. Biol. 15, 114-131 (1938).
- : The reflex mechanism of the insect leg. J. exp. Biol. 17, 8-17 (1940).
- : The function of the lyriform organs of arachnids. J. exp. Biol. 32, 270-278 (1955).

- Pringle, J.W.S.: Proprioception in arthropods. In: J.A. Ramsay, V.B. Wigglesworth (eds.) The cell and the organism, pp. 256-281. Cambridge Univ. Press (1961).
- Rathmayer, W.: Die Innervation der Beinmuskeln einer Spinne, Eurypelma hentzi CHAMB. (Orthognata, Aviculariidae). Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena (1965), 505-511 (1966).
- Elektrophysiologische Untersuchungen an Proprioceptoren im Bein einer Vogelspinne (Eurypelma hentzi CHAMB.). Z. vergl. Physiol. 54, 438-454 (1967).
 - , Koopmann, J.: Die Verteilung der Proprioceptoren im Spinnenbein. Z. Morph. Tiere 66, 212-223 (1970).
- Seyfarth, E.-A., Barth, F.G.: Compound slit sense organs on the spider leg: mechanoreceptors involved in kinesthetic orientation. J. comp. Physiol. 78, 176-191 (1972).
- Shelton, R.G.J., Laverack, M.S.: Observations on a re-described crustacean cuticular sense organ. Comp. Biochem. Physiol. 25, 1049-1059 (1968).
- Spinola, S.M., Chapman, K.M.: Proprioceptive indentation of the campaniform sensilla of cockroach legs. J. comp. Physiol. 96, 257-272 (1975).
- Vogel, H.: Über die Spaltsinnesorgane der Radnetzspinnen. Jena. Z. Med. Naturw. 59, 171-208 (1923).
- Walcott, Ch., Van der Kloot, W.G.: The physiology of the spider vibration receptor. J. exp. Zool. 141, 191-244 (1959).

Wilson, D.M.: Proprioceptive leg reflexes in cockroaches.
J. exp. Biol. 43, 397-410 (1965).

- , Gettrup, E.: A stretch reflex controlling wingbeat frequency in grasshoppers. J. exp. Biol. 40, 171-185 (1963).

Wong, R.K.S., Pearson, K.G.: Properties of the trochanteral hair plate and its function in the control of walking in the cockroach. J. exp. Biol. 64, 233-249 (1976).

Wright, B.R.: Limb and wing receptors in insects, chelicerates, and myriapods. In: P.J. Mill (ed.) Structure and function of proprioceptors in the invertebrates, pp. 323-386. Chapman and Hall, London (1976).

LEBENS LAUF

Am 23. August 1946 wurde ich als Sohn und erstes von vier Kindern des Rechtsanwalts Gustav Seyfarth und seiner Ehefrau Hedwig Seyfarth, geb. Schmidt, in Höxter/Weser geboren.

Nach vierjährigem Besuch der Volksschule in Lage/Lippe und dreijähriger Übergangszeit auf der dortigen Realschule wechselte ich nach Ostern 1960 auf das mathematisch-naturwissenschaftliche Gymnasium Leopoldinum II in Detmold über; dort legte ich im Februar 1966 die Reifeprüfung ab.

Im Sommersemester des gleichen Jahres begann ich mit dem Biologiestudium an der Philipps-Universität in Marburg. Nach drei Semestern verbrachte ich einen 14-monatigen Studienaufenthalt am Williams College in Williams-town, Mass. (USA) im Rahmen des Fulbright-Stipendien Programmes.

Nach meiner Rückkehr setzte ich das Studium an der Universität München fort und erwarb dort das Diplom in Biologie am 9. November 1971. Die vorliegende Dissertation wurde am Zoologischen Institut der Universität München mit Hilfe der Graduiertenförderung begonnen und ab Februar 1975 im Fachbereich Biologie der Universität Frankfurt fortgesetzt, wo ich seitdem als wissenschaftlicher Mitarbeiter tätig bin.

